Série E
N° d'ordre 232

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par

Evelyne PFIRSCH

1re THÈSE

RECHERCHES SUR LE CONDITIONNEMENT PLAGIOTROPIQUE CHEZ QUELQUES PLANTES A STOLONS

2e THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 25 octobre 1962 devant la Commission d'Examen

MM. MARESQUELLE..... PRÉSIDENT

VIVIEN, LAPRAZ } EXAMINATEURS

sous la présidence d'honneur de M. PLANTEFOL

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Série E
N° d'ordre 232

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par

Evelyne **PFIRSCH**

1re THÈSE

RECHERCHES SUR LE CONDITIONNEMENT PLAGIOTROPIQUE CHEZ QUELQUES PLANTES A STOLONS

2e THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 25 octobre 1962 devant la Commission d'Examen

MM. MARESQUELLE..... **PRÉSIDENT**

VIVIEN, LAPRAZ } **EXAMINATEURS**

sous la présidence d'honneur de M. PLANTEFOL

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548001_0024

FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE STRASBOURG

- - - -

Doyen : Professeur J.H. Vivien.

Doyens Honoraires : A. Danjon, A. Kirrmann, P. Lacroute, H.J. Maresquelle.

Professeurs Honoraires : Ed. Bauer, P. de Beauchamp, L. Bounoure, H. Cartan, G. Cerf, Cl. Chabauty, A. Chretien, A. Danjon, J. Deny, Ch. Ehresmann, G. Foex, M. Frechet, H. Gault, L. Hackspill, A. Hée, R. Hocart, A. Kirrmann, G. Lemée, P. L'Héritier, A. Lichnerowicz, L. Neel, H. Ollivier, G. Ribaud, E. Terroine, R. Thiry, H. Villat, Et. Wolff.

Professeurs :

H. Weiss	T.	Physicochimie des Hydrocarbures
G. Hugel	T.	Chimie du Pétrole
R. Bonnet	T.	Chimie biologique
H.J. Maresquelle	T.	Biologie végétale
A. Roussel	T.	Calcul différentiel et intégral et théorie des fonctions
H. Forestier	T.	Chimie générale
Ch. Sadron	T.	Physicochimie macromoléculaire
J. Rothé	T.	Physique du Globe
P. Lacroute	T.	Astronomie
J.H. Vivien	T.	Zoologie et Embryologie expérimentale
L. Boisselet	T.	Chimie analytique du Pétrole
A. Maillard	T.T.P.	Chimie
S. Gorodetzky	T.	Physique générale et physique nucléaire
L. Sackmann	T.T.P.	Mécanique des Fluides
J. Byé	T.	Chimie minérale et Chimie physique
R. Lombard	T.	Chimie organique
Melle M. Perey	T.	Chimie nucléaire
Ph. Pluvinage	T.	Physique expérimentale
S. Goldsztaub	T.	Minéralogie et Pétrographie
P. Joly	T.	Biologie générale
H. Benoît	T.	Physique générale

J.L. Koszul	T.	Topologie
P. Cuer	T.	Physique générale et Physique corpusculaire
G. Millot	T.	Géologie et Paléontologie
R. Lecolazet	T.T.P.	Physique du Globe
H. Saucier	T.T.P.	Minéralogie
R. Rohmer	T.T.P.	Chimie
Melle S. Gillet	T.T.P.	Paléontologie
Melle A. Gagnieu	T.T.P.	Botanique
R. Thom	T.	Analyse supérieure
S. Nikitine	T.	Physique générale
F. Stutinsky	T.	Physiologie générale
B. Wurtz	P.S.C.	Chimie biologique.
J. Brenet	T.T.P.	Chimie physique.
G. Ourisson	T.T.P.	Chimie
Fr. Stephan	P.S.C.	Zoologie
Cl. Levi	T.T.P.	Biologie générale
A. Coche	T.T.P.	Physique nucléaire
R. Cerf	T.T.P.	Physique
M. Berger	T.T.P.	Mathématiques
J. Frenkel	T.T.P.	Mathématiques
P. Taglang	T.	Physique
J.P. Lonchamp	P.S.C.	Physique
J. Boscher	P.S.C.	Mécanique des Fluides
A. Deluzarche	T.T.P.	Chimie
J.B. Donnet	T.T.P.	Chimie physique
R. Armbruster	P.S.C.	Physique
A. Roche	P.S.C.	Physique du Globe
L. Hirth	T.	Microbiologie
J. Yoccoz	T.	Physique théorique
A. Sigot	P.S.C.	Zoologie
J. Cogne	P.S.C.	Géologie
A. Fuchs	P.S.C.	Mathématiques
A. Gallmann	P.S.C.	Physique
P. Mialhe	T.T.P.	Physiologie animale

Maîtres de Conférences :

J. Parrod	Chimie
R. Wey	Chimie
J. Wucher	Physique
Mme D. Magnac	Physique
Mme M. Brini	Chimie

M. Daune ..... Physique
J.P. Adloff ..... Chimie nucléaire
J. Grémillard ..... Mathématiques
G. Perny ..... Physique
J. Levisalles ..... Chimie
D. Bernard ..... Méthodes Mathématiques de la Physique
R. Baro ..... Physique
G. Lapraz ..... Botanique
H. Danan ..... Physique
M. Zisman ..... Mathématiques
E. Daniel ..... Physique
F. Norguet ..... Mathématiques
P. Chevallier ..... Physique
J. Leray ..... Physique
H. Duranton ..... Botanique
R. Weiss ..... Chimie
P. Cartier ..... Mathématiques

Secrétaire : G. Saint Pé

AVANT-PROPOS

Le présent travail a été effectué à l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg, auquel je suis affectée depuis Octobre 1954 en qualité d'attachée de recherches du C.N.R.S.

Avant d aborder l'exposé de mes recherches, je me fais un devoir des plus agréables en exprimant ma respectueuse et profonde reconnaissance à Monsieur le Doyen Maresquelle, Directeur de l'Institut de Botanique de Strasbourg, dont je suis l élève depuis 10 ans. Il n'a cessé de me guider dans le domaine difficile de la morphogenèse ses leçons et conseils ont directement inspiré ce travail.

J'exprime ma très vive reconnaissance à Monsieur le Professeur Champagnat, Directeur du Laboratoire de Physiologie Végétale de Clermont-Ferrand. Dans mes premières années de chercheur, il a guidé mes pas dans le domaine de la recherche auxinique m initiant aux techniques ardues des tests biologiques, et me faisant profiter de sa grande compétence sur les problèmes de corrélations chez les Végétaux. Il n'a cessé depuis de prendre le plus vif intérét à mon travail et de me prodiguer ses conseils et ses encouragements. Sa vigilante sympathie m'a été d'un grand secours.

Ma reconnaissance respectueuse s'adresse à Monsieur le Professeur Plantefol Membre de l'Institut, qui a bien voulu accepter de parrainer ce travail. Je le remercie d avoir pris la charge de présenter à l'Académie des Sciences les notes dans lesquelles étaient consignés les résultats préliminaires de ce travail Il a accepté de critiquer la rédaction de ce manuscript, me prodiguant ses observations et ses conseils.

J'adresse à Monsieur le Doyen Vivien mes sincères remerciements d avoir bien voulu poser le sujet de la deuxième thèse et accepté de s'intéresser à mon travail.

Ma reconnaissance va également à Monsieur le Professeur Chouard, qui a bien voulu accueillir certaines de mes plantes dans ses installations de Gif sur Yvette, et a toujours porté un intérêt bienveillant à mon travail.

Enfin ma reconnaissance amicale s'adresse à Monsieur Meyer, Maître de Recherches, qui depuis de longues années a suivi mes efforts et m'a fait bénéficier de remarques judicieuses, elle s'adresse également à tous mes camarades de l'Institut de Botanique, quels que soient leurs titres ou fonctions, par leur serviabilité et leurs encouragements sympathiques ils m'ont beaucoup aidé.

INTRODUCTION

Il est bien connu que la position prise dans l'espace par une plante ou un organe végétal dépend pour la plus grande part de la pesanteur. L organe déplacé de sa position de repos répond rapidement à cette excitation par un mouvement de courbure ou *géotropisme* qui se fait sous plusieurs aspects la courbure amène l organe en position verticale (organe *orthotrope*), soit vers le bas (donc *géotropisme positif* les racines principales, certaines fleurs, les lamelles des Champignons à chapeaux, les pores des Polypores), soit vers le haut (donc *géotropisme négatif* les tiges principales des plantes, les troncs des arbres, les fleurs, les organes reproducteurs des Mousses, etc .). (*)

Très souvent la position de repos adoptée fait un certain angle avec la verticale c'est le *plagiogéotropisme* appelé couramment *plagiotropisme* (la plupart des ramifications latérales, beaucoup de pétioles et de pédoncules floraux des feuilles, les stolons aériens et souterrains les rhizomes, les racines latérales).

On parlera de *diagéotropisme* pour des organes faisant un angle de 90° avec la verticale, donc des organes horizontaux (*)

Ces termes sont dûs à FRANCK (1868)

(*) Citons quelques exemples d organes étudiés pour leur comportement géotropique . VOECHTING (1882) et après lui GOEBEL (1924) montrent que la fleur de *Papaver somniferum* L. est géotrope positive, de meme les fleurs de *Fritillaria imperialis* L.

Selon SACHS (1860) la tige des Champignons à chapeaux est géotrope négative. Cette tige place donc le chapeau horizontalement, les lamelles du chapeau sont géotropes positives (*Coprinus plicatilis*).

Selon SACHS (1860) les tubes des Polypores sont géotropes positifs quelle que soit l'orientation du chapeau. Ces expériences sont confirmées sur diverses Polyporées par MASSART (1921) (*Fomes applanatus*

C'est le géotropisme qui a fait l'objet de nombreuses études de la part des grands physiologistes de la fin du siècle dernier, ils ne considéraient le plagiotropisme que comme un cas particulier de géotropisme et l'étudiaient sous le même angle des causes du géotropisme.

I ETUDE DES CAUSES PHYSIQUES DE LA CROISSANCE PLAGIOTROPIQUE

A - La pesanteur

SACHS (1873) observe les racines latérales d'une plantule de *Vicia faba* L. qui font un angle constant avec la racine principale. Cet angle est dû à la pesanteur : si l'on retourne par deux fois les racines de 180°, elles reprennent par deux fois la même position de repos par rapport à la verticale. **ELFVING** (1880) décrit le rhizome d'*Heleocharis palustris* L. qui est horizontal en position de repos, déplacé vers le haut ou vers le bas, il revient par courbure à la position initiale. retourné de 180° il continue horizontalement. l'organe qui morphologiquement ne présente pas de dorsiventralité, est donc physiologiquement radiaire, il n'y a pas de différence de réaction entre la face supérieure et la face inférieure. **GOEBEL** (1880) observe des faits analogues pour les rhizomes de *Circaea intermedia* Ehrh. redressés verticalement vers le haut, ils reviennent

F. annosus, *Trametes gibbosa*). GOEBEL (1928) confirme pour *Polyporus fomentarius* Fries.

HERZFELDER (1923) montre que le jeune sporogone de *Funaria hygrometrica* Schreb. est géotrope négatif, mais au stade adulte il passe à un géotropisme positif des parties apicales.

Une exception au géotropisme positif des racines principales est formée par les racines aérifères (pneumatophores) des arbres de la mangrove (KARSTEN (1890 et 91) sur *Avicennia*), qui sont géotropes négatives.

Un plagiotropisme vrai se rencontre chez les rameaux de *Tradescantia* (RAWITSCHER 1923), les pétioles de *Lophospermum* (KNIEP 1910) et de *Tetrastigma* (BÜNNING 1948), les pédoncules floraux de *Viola tricolor* L. (SCHWENDENER et KRABBE 1892). L'inflorescence de *Strelitzia reginae* Ait. (BÜNNING 1948), les thalles de beaucoup d'*Hépatiques* et le "rhizome" de *Caulerpa* (ZIMMERMANN 1927) sont diagéotropes.

vers le bas par un angle de près de 45° pour retrouver ensuite leur position d'origine Les rhizomes d'*Adoxa moschatellina* L montrent les mêmes réactions FRANCK (1870) étudie dans un travail important les rameaux latéraux des Conifères *Taxus baccata* L , *Pinus picea* L , *Pinus excelsa* Walp , *Tsuga canadensis* Carr , *Pinus balsamea* L , *Pinus canadensis* Ait Ces organes, tous caractérisés par une dorsiventralité morphologique plus ou moins marquée, retournent à la position horizontale si on les redresse vers le haut ou vers le bas mais le retournement de 180° est suivi de torsions violentes qui remettent l'ancienne face supérieure vers le haut . à la différence d'*Heleocharis* l'organe est donc ici physiologiquement dorsiventral

Certains auteurs ont donc pensé que cette dorsiventralité était à l'origine de la réponse plagiotropique à la pesanteur FRANCK (1870) De VRIES (1872). WIESNER (1902) et PFEFFER (1904) admettent que la position plagiotrope est une position d'équilibre entre deux forces l'une étant le géotropisme négatif fondamental tendant à redresser l'organe vers le haut, l'autre étant une tendance constante de l'organe à s'écarter d'une certaine face (la face normalement supérieure) et qui courbe donc l'organe vers le bas Cette force hypothétique, dont le caractère principal est de ne pas être une réaction directe à la pesanteur, a reçu depuis De VRIES le nom d'*épinastie* Elle présuppose donc dans l organe une dorsiventralité physiologique

LUNDEGARDH (1917 et 1918) et ZIMMERMANN (1924) pensaient à une position d'équilibre entre les deux tendances géotropiques fondamentales géotropisme positif et géotropisme négatif RAWITSCHER (1925 et 1932) démontre l'impossibilité de cette théorie selon les lois du géotropisme RAWITSCHER fait observer que, si les deux forces contraires sont du géotropisme, donc obéissent aux mêmes lois physiques (loi du sinus), elles sont modifiées toutes les deux dans les mêmes proportions par un changement de position de l organe par rapport à la verticale C est seulement dans le cas où l on suppose un équilibre entre une force constante (épinastie) et un géotropisme variable selon l'angle fait avec la verticale, que l'on peut s'attendre à une position d'équilibre (plagiotropisme) entre une force constante et une force variable

ZIMMERMANN (1927) s accorde avec RAWITSCHER pour adopter la théorie de ce dernier le plagiotropisme est une position d'équilibre entre géotropisme négatif et épinastie

D'autres théories, non reconnues plus tard avaient été admises par FRANCK (1870) lui même, qui pour expliquer le cas des organes radiaires, invoquait un géotropisme transversal Cette propriété spéciale se basait sur une polarisation différente des parois cellulaires sur les deux faces des organes et était opposée au géotropisme longitudinal des organes orthotropes

SACHS (1882), puis CZAPECK (1898) ne donnaient que peu d importance à l'épinastie et pensaient qu'une troisième composante était la lumière qui jouerait le plus grand rôle.

En 1937, WENT et THIMANN reprennent l'hypothèse de CHOLODNY (1926) et apportent une explication nouvelle de la réaction géotropique ceci à la lumière des nombreux travaux ayant enrichi les connaissances dans le domaine auxinique au moment de l excitation géotropique se fait une distribution inégale de l'auxine présente dans l'organe L auxine s'accumule sur la face inférieure de l'organe placé horizontalement elle induit une croissance plus rapide sur cette face dans le cas des tiges et donc une courbure vers le haut; dans le cas d'une racine, au contraire, elle inhibe la croissance sur la face inférieure et provoque donc une courbure vers le bas.

L'application d'une telle hypothèse au plagiotropisme n est pas satisfaisante. Déjà dans le cas de l'orthogéotropisme, les résultats des premiers travaux ayant montré par les méthodes de diffusion en agar et le dosage biologique des concentrations auxiniques différentes sur les deux faces de l'organe excité (DOLK (1930), DIJKMAN (1934), VAN DER LAAN (1934), BOYSEN JENSEN (1936), RUGE (1941)) ne sont pas confirmés par des travaux récents. CHING et FANG (1958), REISENER (1957) REISENER et SIMON (1960), montrent que l'acide indol-acétique radioactif est distribué également sur les deux faces de l'organe excité Cette hypothèse est donc encore plus douteuse dans le cas du plagiotropisme où peu d'études auxiniques sont connues.

BENNET CLARCK (1951) pense que si les concentrations sont inégales. un retournement de 180° doit se traduire par une réaction de courbure analysable. Le rhizome horizontal d'*Aegopodium podagraria* L revient se placer horizontalement par courbure si on le déplace BENNET-CLARCK étudie les réactions au retournement en positions inversées (180°) de durées variables (10 min à 24 h) Il étudie pendant les 24 heures suivantes les réactions de l'organe replacé en position initiale. BENNET-CLARCK observe

toujours la croissance plus rapide de la face qui était inférieure pendant le stimulus Il en résulte une courbure suivie bientôt de courbure en sens inverse la position de repos est prise après quelques oscillations BENNET-CLARCK fait l'hypothèse qu'une auxine peut migrer à la face inférieure pendant le stimulus et y favoriser la croissance Mais en position de repos, BENNET CLARCK doit admettre la présence d'une deuxième auxine ou d'une antiauxine neutralisant la première, lors de l'inversion ces auxines auraient une vitesse de déplacement différente la plus rapide provoquerait croissance et courbure et serait ensuite neutralisée par la deuxième Il est évident que l'hypothèse de BENNET CLARCK doit rester encore une hypothèse de travail tant qu'on n'aura pas montré expérimentalement ces différences auxiniques.

Une étude récente d'UMRATH (1960) fait intervenir dans le fonctionnement du plagiotropisme non seulement auxine et antiauxine, mais également une substance d'excitation, étudiée depuis longtemps chez les Sensitives et dont BÜNNING et coll (1949 et 1954) ont montré l'effet morphogène

Bien qu'étant le facteur principal, car le seul constant, la pesanteur n'est pas le seul facteur physique agissant sur la croissance plagiotropique, d'autres ont été étudiés déjà par les auteurs anciens.

B - La Température.

Les basses températures favorisent la croissance horizontale, les plantes couchées se redressent en températures plus élevées (VOECHTING (1898) sur *Mimulus tilingii* Rgl , LIDFORSS (1903) sur *Holosteum umbellatum* L , *Lamium purpureum* L , *Veronica chamaedrys* L , ROSS (1943) sur des jeunes plantes d'*Epilobium hirsutum* L.).

C - Le Gaz carbonique.

BENNET-CLARCK (1951) montre que l'enrichissement en gaz carbonique de l'air (+ 5 %) provoque le redressement des rhizomes d'*Aegopodium podagraria* L.

D - La Lumière.

a) Organes souterrains éclairés

STAHL (1884) sur *Circaea intermedia* Ehrh., *Trientalis europaea* L., *Adoxa moschatellina* L. BENNET CLARCK (1951) sur *Aegopodium podagraria* L., observent des courbures vers le bas. BRIQUET (1896) obtient des redressements sur *Mentha viridis* L. et *M. longifolia* (L.) Huds. RAUNKIAER (1934) décrit le cas des rhizomes de *Polygonatum multiflorum* All. qui par courbures soit vers le haut, soit vers le bas, cherchent une position à distance définie de la surface éclairée du sol. Les stolons souterrains de *Stachys silvatica* L. placé artificiellement à trop grande profondeur (15 cm), remontent verticalement vers le haut et ne retrouvent leur position horizontale qu'à quelques centimètres sous la surface du sol.

b) Organes aériens obscurcis

La plupart des organes se redressent : voir FRANCK (1870) sur *Lysimachia nummularia* L., *Polygonum aviculare* L., VOECHTING (1894) sur *Mimulus*, LIDFORSS (1903) sur *Holosteum umbellatum* L., *Lamium purpureum* L., *Veronica chamaedrys* L., SCHMUCKER (1924) sur *Stellaria nemorum* L. Mais d'autres organes sont capables de maintenir la croissance plagiotropique : ainsi, d'après les travaux de FRANCK (1860), les stolons de *Fragaria lucida* L., les tiges horizontales de *Convallaria multiflora* L., les rameaux de certaines Conifères (*Taxus*, *Pinus*), de certains feuillus (*Carpinus*, *Ulmus*, *Tilia*) d'après SCHMUCKER (1924) les stolons de *Mentha longifolia* (L.) Huds., *M. rotundifolia* L., *M. aquatica* L. MAIGE (1900) observe que la lumière diffuse favorise la reptation.

E - La Photopériode.

D'après ROSS (1943) le plagiotropisme des jeunes plantes d'*Epilobium hirsutum* L. au printemps est dû au jour court, CHOUARD (1949) montre que chez beaucoup de plantes le jour court défavorise le stolon. SCHWABE (1950), au contraire, décrit des plants de Chrysanthèmes qui sont diagéotropes pendant plus d'un an, si on les maintient en jour court.

Le jour long favorise le départ des stolons chez beaucoup de plantes et en particulier certains Fraisiers ne stolonisant pas en jour court (CHOUARD (1949) GUTTRIDGE (1956) et SIRONVAL (1959)).

II. ETUDE DU CONDITIONNEMENT BIOLOGIQUE DU CHOIX ENTRE ORTHO- ET PLAGIO-GEOTROPISME CORRELATIONS

La croissance plagiotropique de certains organes ne saurait etre considérée uniquement sous l angle du géotropisme. De nombreuses expériences montrent le grand rôle joué par l'axe principal dans le mode de croissance des rameaux latéraux plagiotropes. Il s'agit donc d'action par corrélation.

Déjà ELFVING (1880) voyait le rhizome d'*Heleocharis palustris* L se redresser s'il était séparé de la tige mère ou meme si celle ci était simplement blessée RICHTER (1894) montre que les tiges latérales de *Chara* se redressent si la tige principale est détruite On a souvent décrit le comportement des Conifères qui ayant perdu leur flèche relèvent un ou plusieurs rameaux latéraux plagiotropes pour la remplacer (ERRERA (1905) GOEBEL (1908) En 1921 CHILD montre qu un stolon de *Saxifraga sarmentosa* L se redresse s'il est entouré d'un manchon d'eau à 0° ce qui interrompt l apport de substances de la tige principale SCHWARTZ (1928) obtient la croissance dressée des stolons de *Lysimachia vulgaris* L et d *Epilobium hirsutum* L bouturés.

SNOW (1945) montre que les branches latérales d'*Impatiens roylei* Walp. se redressent après décapitation de la tige principale. Il démontre l'hypothèse déjà émise par MÜNCH (1938) de l'influence de l'auxine venant de l'apex de la tige principale En effet, la croissance horizontale du rameau latéral d *Impatiens* est maintenue par application d acide indol-acétique sur la tige décapitée.

BOOTH (1959) obtient la croissance dressée des stolons de *Solanum andigena* Guz Buk., soit par décapitation et ébourgeonnement de la tige principale, soit après bouturage de ces stolons.

Mais il existe des cas plus complexes Chez *Abies* la décapitation n'est pas suivie du redressement d'un rameau latéral plagiotrope c'est un bourgeon dormant qui se développe sur la tige principale et donne une nouvelle pousse orthotrope (ERRERA 1905).

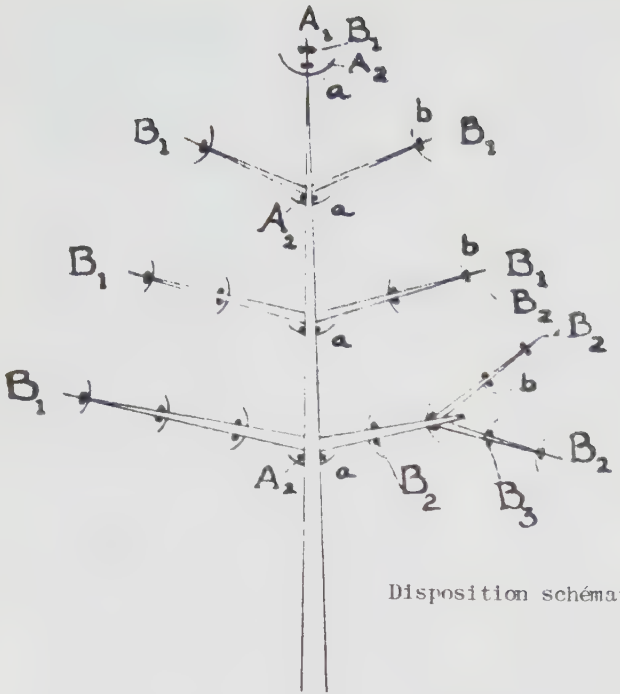
Le même phénomène est observé pour *Coffea arabica* L par ARNDT (1928) (voir Fig 1 p 15) La tige principale est toujours orthotrope si la pointe est détruite, c'est un bourgeon dormant sur cette tige qui redonne une nouvelle pousse orthotrope La pointe du rameau latéral, toujours plagiotrope, est remplacée après décapitation par un bourgeon dormant sur ce rameau, qui se développe toujours horizontalement.

Chez *Araucaria excelsa* R Br la tige principale coupée est remplacée par un bourgeon dormant qui se développe dans la meme direction sur cette tige (VOECHTING (1904), ERRERA (1905), MASSART (1924)) Le cas d *Araucaria* sera étudié en détail plus loin (p 16)

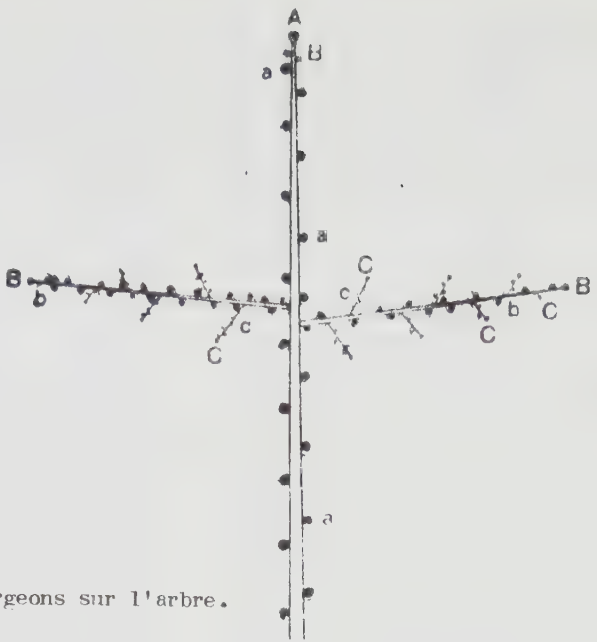
SNOW (1945) a vu que si la branche latérale d *Impatiens royleï* Walp est défoliée, elle devient orthotrope mais présente en même temps une croissance de plus en plus inhibée par l'apex principal. SNOW émet alors l'hypothèse que l'induction plagiotropique et l'inhibition corrélative des bourgeons sont deux réponses alternatives à une même cause, tendant à s exclure l'une l'autre parce qu'étant deux modalités du même phénomène général d'action corrélative.

L'explication par corrélations n'est pas d une validité générale puisque nous connaissons le cas des tiges orthotropes devenant plagiotropes par leur sommet en croissance lui-même Certaines tiges se couchent rapidement après leur naissance les tiges de *Convallaria multiflora* L (FRANCK 1870), la jeune plante d'*Adoxa moschatellina* L (GOEBEL 1880) les tiges de *Lysimachia nummularia* L., *Veronica officinalis* L., *Vinca major* L (MAIGE 1900).

D'autres tiges se couchent après un temps de croissance orthotrope les tiges stériles de *Rubus caesius* L., de *Lamium galeobdolon* (L) Crtz (MAIGE 1900), celle de *Stellaria nemorum* L (SCHMUCKER 1923), la tige d'*Epilobium hirsutum* L (KLEBS 1903, SCHWARTZ 1928 et autres) Ces changements sont sans doute en rapport avec des modifications internes liées au vieillissement.



Coffea arabica L. (D'après ARNDT C.H. 1928). Tige orthotrope principale avec un bourgeon terminal A1. A l'aisselle des feuilles se développent des rameaux plagiotropiques B1. Un deuxième bourgeon axillaire A2 est uniquement destiné à remplacer en direction *dressée* la pointe disparue. Sur les rameaux latéraux, les bourgeons axillaires des feuilles, B2, sont destinés à remplacer *horizontalement* la pointe disparue du rameau.



Araucaria excelsa R.Br. (D'après MASSART J. 1924). Tige verticale centrale avec un bourgeon terminal A. A l'aisselle des feuilles se développent les bourgeons B en rameaux plagiotropes. Un deuxième bourgeon, a, est destiné uniquement à remplacer la pointe manquante en donnant une tige *orthotrope*. Sur les rameaux latéraux, les bourgeons axillaires des feuilles, C, se développent en rameaux de deuxième ordre, ou ramilles, toujours plagiotropes. Un deuxième bourgeon, b, est destiné à remplacer *horizontalement* la pointe disparue du rameau. La ramille elle-même porte des bourgeons axillaires, c, qui eux aussi sont uniquement destinés à remplacer *horizontalement* la pointe manquante de la ramille.

Fig. 1

Disposition schématique des bourgeons sur l'arbre.

III CAS DE TRANSMISSION AUTONOME

En dehors de ces cas de croissance plagiotrope spontanée sans induction par action corrélative d'un axe principal, on connaît des cas où l'organe plagiotrope isolé est capable de maintenir pendant un temps plus ou moins long son type de croissance

Le cas le plus connu et le plus frappant est celui d'*Araucaria excelsa* R Br déjà cité plus haut. Suivons pour le décrire la très complète étude de MASSART (1924).

La disposition des tiges et des bourgeons est la suivante (voir Fig 1 p 15) : la plante juvénile possède trois sortes de tiges

a) une flèche verticale portant deux types de bourgeons, des bourgeons se développant en rameaux de premier ordre qui sont toujours horizontaux, et des bourgeons dormants ; après disparition de sa pointe, un bourgeon dormant sur la flèche se développe en flèche de remplacement.

b) des étages de rameaux horizontaux de premier ordre ; ces rameaux eux aussi portent deux types de bourgeons, les uns se développant en rameaux de deuxième ordre ou ramilles, les autres dormants. Ces derniers sont destinés à se développer horizontalement après décapitation du rameau plagiotrope.

c) des ramilles s'étalant à droite et à gauche des rameaux plagiotropes ; elles portent elles-aussi des bourgeons dormants destinés à remplacer dans la même direction la pointe disparue de la ramille

Il est courant en horticulture d'obtenir par décapitation de la tige principale, le départ sur cet axe de nouvelles tiges de remplacement que l'on peut facilement isoler et qui redonnent une plante du même type. Il en résulte qu'un bourgeon qui a pris par suite d'une décapitation la croissance verticale d'une pousse de remplacement, conserve cette propriété en bouture. La même fidélité de la bouture s'observe pour les pousses latérales, le sort de chaque bourgeon est donc irrévocablement fixé. Le rameau plagiotrope de premier ordre conserve indéfiniment sa propriété après bouturage, pendant 22 ans quelle que soit la position donnée à la bouture. GOEBEL (1908) cite des cas où les longueurs atteintes étaient de 30 m en 50 ans environ. Le rameau de deu-

xième ordre (ramille) maintient lui aussi fidèlement la croissance horizontale après bouturage

Il y a donc ici une propriété transmissible qui confère à l'organe une autonomie vis-à-vis des facteurs externes.

MASSART illustre la fidélité des propriétés par des expériences de greffes

a) la flèche principale ou la flèche de remplacement, greffées à l'extrémité d'un rameau de premier ordre plagiotrope, gardent le caractère de flèches

b) l'extrémité d'un rameau plagiotrope ou de son rameau de remplacement greffée sur un axe principal en remplacement de la pointe reste horizontale c'est un bourgeon dormant qui va redonner une flèche

Le sort des bourgeons est fixé très tôt ; si l'on décapite une tige principale alors que le rameau de premier ordre n'est pas encore développé, le bourgeon qui doit lui donner naissance se développera néanmoins en rameau plagiotrope De même, si l'on enlève sur une jeune plante tous les rameaux plagiotropes dès leur apparition aucun bourgeon dormant sur la tige principale n'est capable de venir remplacer les tiges plagiotropes manquantes Ils ne peuvent que se développer en tiges orthotropes après disparition de l'apex principal.

Le cas d'*Araucaria excelsa* R Br , où les bourgeons et tiges montrent une différenciation aussi poussée, est assez exceptionnel néanmoins ARNDT (1928) montre chez *Coffea arabica* L que la branche latérale plagiotrope greffée sur l'extrémité de la tige principale est capable de maintenir la croissance horizontale.

Un autre exemple de croissance autonome est fourni par *Phyllanthus lathyroides* (GOEBEL 1908) La tige principale de cette Euphorbiacée arrête très tôt sa croissance, elle porte de petites feuilles écailleuses à l'aisselle desquelles se forment des rameaux assimilateurs plagiotropes à croissance limitée et portant des feuilles sur deux rangs Si l'on bouture ces rameaux, on obtient également leur croissance horizontale prolongée GOEBEL les observe pendant 10 ans sans voir de redressements.

RAWITSCHER (1932) montre que chez *Tradescantia viridis* se forme après la germination une courte tige orthotrope qui arrête

rapidement sa croissance. Ce sont des bourgeons latéraux qui s' allongent en tiges plagiotropes, gardant ce caractère à travers de nombreuses boutures.

Chez *Cunninghamia lanceolata* Hook. la pointe détruite est remplacée verticalement par des bourgeons dormants sur la tige principale; la plante produit des pousses basilaires ne présentant jamais de croissance dressée après bouturage (TAROUCA 1913).

D'autres cas d'autonomie moins durable sont cités : le stolon de *Stellaria nemorum* L. reste horizontal pendant un certain temps après le bouturage (SCHMUCKER 1923), le rhizome d'*Aegopodium podagraria* L. reste horizontal pendant quinze jours après bouturage (BENNET-CLARCK 1951).

L'étude de ces divers exemples nous conduit à penser que le plagiotropisme ne pose pas uniquement le problème de l'action physique de la pesanteur, mais aussi les problèmes des influences biologiques qui créent l'aptitude de la plante à réagir à la pesanteur de façon plagiotrope; ces influences biologiques pouvant être soit des actions corrélatives, soit des propriétés se transmettant de façon autonome.

L'étude que nous avons entreprise sur différentes plantes nous a permis de montrer d'autres cas de croissance plagiotrope sous l'effet corrélatif d'une tige principale, ainsi que des cas d'autonomie partielle, et enfin avec *Stachys silvatica* L. d'analyser un cas de transmission autonome très fidèle.

2. METHODES EXPERIMENTALES
CONDITIONS DE CULTURE DES PLANTES

Les diverses plantes que nous avons étudié ont été récoltées dans la nature soit aux environs immédiats de Strasbourg ou au Jardin Botanique, soit dans les forêts vosgiennes

I CONDITIONS DE CULTURE

Trois milieux différents ont été choisis pour nos cultures

A - Plein air ensoleillé au Jardin Botanique

Les plantes sont cultivées dans la terre ordinaire en plates-bandes très ensoleillées dans les conditions de lumière et de température naturelles (durée du jour variable, allant du jour moyen de 12 h. au jour long de 16 h., d'avril à octobre). Par obscurcissement des plantes de 17 h à 9 h du matin nous avons réalisé ici un jour court de 8 h

B - Serres.

D autres lots sont placés en pots dans du terreau, dans une serre chauffée orientée vers le sud, en plein soleil. Les températures extrêmes sont de + 8° en hiver et de + 35° pendant les grandes chaleurs d été. La lumière est la lumière du jour naturelle (qualité et durée)

C - Chambres climatisées. Conditionnement des pièces.

L'utilisation de chambres conditionnées à lumière artificielle, nous a permis de poursuivre nos études pendant toute l'année dans les mêmes conditions bien définies.

a) *Thermopériode*

La température varie au niveau des plantes entre 15° et 28 en l'espace de 24 h. Cette variation de température est très progressive et se traduit sur l'enregistreur par une courbe sinueuse dont les minima se situent au milieu de la période d'obscurité et les maxima au milieu du jour. Ce résultat est obtenu par un en

semble constitué d'une horloge électrique qui assure le réglage périodique d'un thermostat, commandant lui-meme un groupe de réfrigération. La précision obtenue est de ± 2°.

b) *Humidité relative.*

Elle est fournie par l'intermédiaire d'un générateur d aérosols à turbine. Cet appareil est commandé par un hygrostat réglé à 80 % d'humidité relative. la précision est de l'ordre de ± 10 %.

c) *Aération de la pièce.*

Le volume d'air de la chambre conditionnée est renouvelé toutes les huit heures par l'intermédiaire d'un système de ventilation commandé par horloge.

d) *Lumière.*

La lumière, totalement artificielle, est réalisée par des tubes fluorescents Philips (type lumière du jour de luxe TL 40). L'intensité lumineuse mesurée au niveau des plantes est de l'ordre de 5000 à 6000 lux.

e) *Photopériode.*

Nous avons choisi pour nos études le jour long de 16 h. (de 6 h. du matin à 22 h.) et le jour court de 8 h. (de 9 h. du matin à 17 h). Ce dernier est donc comparable en durée au jour court réalisé en plein air.

Les résultats obtenus par les photopériodes courtes et longues, en lumière naturelle et lumière artificielle, ont toujours été en tous points concordants.

II. METHODES DE BOUTURAGE.

Les plantes cultivées en chambres climatisées sont en général placées en pots dans un mélange de terreau et de sable.

Ces plantes sont soit des plantes entières ramenées avec leurs racines et donc simplement rempotées, soit des tiges isolées issues de bouturage.

Le bouturage se fait de la manière suivante les stolons sont prélevés sur la plante dressée à l'endroit même de leur insertion On dispose donc de toute la longueur de croissance horizontale atteinte par le stolon à ce moment. On supprime alors

les feuilles des deux noeuds de la base et enfouit le stolon dans le sol par cette base Ce n'est que dans des cas précisés ultérieurement que la pointe seule (trois à quatre noeuds) d'un stolon (en général alors long) est bouturée, voir ainsi chapitre 5 p 41 les stolons de *Mentha aquatica* et chapitre 6 p 58 les boutures clonales de *Stachys silvatica* Ces stolons boutu-rés sont maintenus en atmosphère très humide pendant les premiers jours après le bouturage

3. AJUGA REPTANS L

La description des différentes phases du développement chez *Ajuga reptans* L. a été donnée dans la plupart des Flores de nos régions et en particulier dans des ouvrages relatifs aux Labiées : MIRBEL (1810), IRMISCH (1856), BRIQUET (1891). MAIGE (1900) analyse avec précision la morphologie et la biologie de cette espèce. Nous nous bornerons ici à rappeler les faits essentiels.

Le développement normal est caractérisé par les faits suivants : au centre d'une rosette de feuilles, inflorescence dressée à croissance printanière, accompagnée du développement de stolons horizontaux à l'aisselle des feuilles ; transformation estivale des stolons en rosettes destinées à se séparer de la plante mère et à élaborer au début de l'hiver un bourgeon d'inflorescence.

En effet, l'induction à floraison est réalisée dès l'hiver. Si l'on étudie un bourgeon central de rosette au début de janvier, on voit que la tige florifère et toute sa grappe florale sont déjà différenciées : cette tige porte à sa base deux noeuds végétatifs suivis de noeuds floraux en grappe compacte. Il suffit à ce moment de placer des rosettes hivernales à température de serre pour obtenir précocement l'allongement de la hampe florale et le départ des stolons.

Cherchant à connaître les relations entre les parties dressées et les parties plagiotropes de cette plante, il nous a fallu tout d'abord étudier le comportement d'*Ajuga reptans* placé en diverses conditions.

I. CULTURES EXPERIMENTALES HIVERNALES ET PRINTANIERES.

Plusieurs lots de rosettes au repos, récoltées dans les pelouses du Jardin Botanique de Strasbourg, ont été mis en culture soit en serre, soit en chambres climatisées, en jour long (16 h.) et en jour court (8 h.)

A.- Expériences réalisées en hiver.

Les rosettes sont récoltées dès le début de janvier. Le bourgeon central est très petit; les bourgeons axillaires des feuil-

les ne sont pas visibles à l oeil nu L'allongement de la tige florifère et le départ en stolons des axillaires sont simultanés. Le début de la floraison se situe 9 jours après la mise en culture pour les rosettes en serre. 16 pour les rosettes en jour long et 21 pour les rosettes en jour court.

Les stolons continuent à s allonger pendant la floraison, ils atteignent en général 20 cm (Tableau I). Puis au moment où les fleurs se fânent après nouaison, un ou deux entre-noeuds plus courts se forment, le stolon se redresse en rosette de feuilles Un mois environ après leur apparition les premiers stolons se redressent. Aucune croissance horizontale ne persiste au-delà de 6 semaines.

TABLEAU I :- EXPÉRIENCES HIVERNALES.

Rosettes en expérience		Nombre de stolons produits	Nombre de jours entre apparition et redressement de la totalité des stolons	Allongement moyen des stolons pendant ce temps
Lieu	Nbre			
serre	14	31	38	15 à 20 cm
J.L.	19	53	43	20 cm
J.C.	7	13	35	15 à 20 cm

B :- Expériences réalisées au printemps.

D'autres lots de rosettes sont récoltés au début de mars, alors que le bourgeon central a déjà bien grossi et que les bourgeons axillaires des feuilles sont visibles Elles sont placées dans les memes conditions que les rosettes hivernales

Le début de la floraison a lieu 13 jours après mise en culture pour les plantes en pièce climatisée (jour long et jour court), après 11 jours et 9 jours pour des plantes en serre. La croissance des stolons est plus vigoureuse, ils atteignent 30 cm (Tableau II). Le redressement des stolons est un peu plus précoce en serre 28 jours s'écoulent avant le redressement de la totalité des stolons, alors qu en chambre climatisée il faut attendre 37 jours. Mais dans cette série aussi, aucune croissance horizontale ne persiste au-delà de cette date.

Quelle que soit l'époque de la mise en culture, nous voyons donc que l'apparition des stolons coincide avec l'allongement de la tige florale, le redressement des stolons avec la fanaison des fleurs.

Il est donc permis d'envisager une action de l'inflorescence sur l'évolution des stolons s'allongeant à sa base. Nous avons alors cherché à éliminer cette action éventuelle en supprimant l'inflorescence soit par décapitation, soit par plâtrage.

TABLEAU II - EXPÉRIENCES DE PRINTEMPS

Rosettes en expérience		Nombre de stolons produits	Nombre de jours entre apparition et redressement de la totalité des stolons	Allongement moyen des stolons pendant ce temps
Lieu	Nbre			
serre	12	26	28	20 à 30 cm
serre	16	32	24	20 à 30 cm
J.L.	24	55	37	20 cm
J.C.	18	39	37	15 à 20 cm

II. ABLATIONS DE L'INFLORESCENCE

Ces expériences ont été réalisées sur des rosettes placées au mois de mars soit en serre, soit en chambres climatisées (jour long et jour court). Deux types d'ablations ont été réalisées :

a) *Ablations précoces* lorsque les deux entre noeuds stériles de la base se sont allongés et ont soulevé la partie florale encore compacte, les stolons ont 2 à 3 cm de long.

b) *Ablations tardives* lorsque les premières fleurs s'épanouissent sur la hampe florale enfin dissociée, les stolons sont nettement allongés (ils ont formé 6 à 8 cm).

Dans les deux cas la section se fait sous le premier noeud porteur de bourgeons floraux. Les résultats obtenus sont groupés dans le Tableau III.

Nous voyons dans les deux cas le redressement presque immédiat des stolons (après 4 à 8 jours).

TABLEAU III :- ABLATIONS D'INFLORESCENCES

Rosettes en expérience		Nombre de stolons produits	Type d ablation	Nbre de jours entre ablation et redressement de la totalité des stolons	Allongement moyen des stolons pendant ce temps
Lieu	Nbre				
serre	10	24	précoce	6	1,5 cm
serre	10	19	précoce	8	1,7 cm
serre	10	23	tardive	9	1,8 cm
J.L.	12	25	précoce	3	1,2 cm
J.L.	3	8	tardive	4	1,5 cm
J.C.	4	11	précoce	4	1,7 cm
J.C.	9	19	tardive	5	1,6 cm

III :- PLATRAGE D'INFLORESCENCES

Ces expériences sont réalisées au mois de mars et au stade d évolution atteint au moment des ablations précoces la partie florale encore compacte est légèrement surélevée par les deux noeuds stériles On entoure alors le bourgeon floral d'une bande plastique de façon à former un petit cornet qui sera rempli de platre liquide Cette pate remplit tous les espaces vides et en se solidifiant forme une carapace autour du bourgeon L inflorescence bien que vivante est ainsi inhibée mécaniquement dans son allongement Les résultats obtenus figurent au Tableau IV

TABLEAU IV :- PLATRAGE DU BOURGEON FLORAL

Rosettes en expérience		Nombre de stolons produits	Nombre de jours entre platrage et redressement de la totalité des stolons	Allongement moyen des stolons pendant ce temps
Lieu	Nbre			
serre	10	21	3	2,1 cm
serre	10	22	8	3 cm

Dans ce cas également le redressement des stolons est presque immédiat.

L'élimination de l'inflorescence, soit par décapitation, soit par inhibition mécanique, a donc pour conséquence l'arrêt d'allongement des stolons. En d'autres termes nous pouvons conclure à une croissance horizontale des stolons sous l'influence corrélative de l'inflorescence.

IV :- APPORTS AUXINIQUES.

L'action de l'auxine dans les corrélations d'inhibition entre le bourgeon principal et les bourgeons latéraux est bien connue. Elle joue également un rôle dans les corrélations entre la tige principale orthotrope et le rameau latéral plagiotrope (rappelons ici les expériences de **SNOW** (1945) déjà citées : la croissance horizontale du rameau latéral d'*Impatiens roylei* Walp. est maintenue par application d'auxine sur la tige principale décapitée).

Nous avons alors cherché à vérifier ceci sur ***Ajuga***.

Les apports se font en pâte lanolinée appliquée en une seule fois sur la surface de coupure. La solution auxinique est mélangée en quantités égales à de la lanoline fondue pour obtenir une pâte homogène. Nous avons utilisé les concentrations de 10^{-4} et 10^{-6} g/cm^3 d'acide indol-3 acétique. On applique à des plantes témoin une pâte lanolinée contenant de l'eau distillée.

Les rosettes utilisées dans ces expériences, réalisées au mois de mars et en serre, présentaient l'aspect suivant : départ de jeunes stolons (env. 6 cm) à l'aisselle des feuilles, hampe florale encore compacte portée par deux noeuds stériles déjà allongés. La section se fait au-dessus du deuxième noeud et l'on apporte aussitôt l'auxine (Tableau V, p. 27).

Il apparaît nettement que la croissance horizontale du stolon est maintenue sous l'effet de l'auxine (arrêt d'allongement des stolons un mois environ après l'application, croissance vigoureuse des stolons (30 cm) ce qui correspond en tous points au comportement des rosettes normales étudiées en I et II).

TABLEAU V - APPORTS AUXINIQUES

Nombre de rosettes en expérience	Nombre de stolons produits	Concentration auxinique appliquée	Nbre de jours entre application et redressement de la totalité des stolons	Allongement moyen de stolons pendant ce temps
10	28	IAA 10^{-4}	31	30 cm
22	48	IAA 10^{-6}	39	30 cm
10	26	lanoline + eau	7	1,4 cm

V - BOUTURAGE DE STOLONS

Nous avons enfin étudié le comportement des stolons détachés de la plante mère.

De jeunes stolons de taille variable (5 à 15 cm) sont séparés de la rosette mère et bouturés en jour long et jour court. Les expériences sont réalisées soit sur stolons hivernaux (18 février 1955) et du début du printemps (13 mars 1955), obtenus en chambres climatisées, soit au moment de la floraison en plein air (10 11 mai 1955) et récoltés dans la nature.

Les résultats groupés au Tableau VI nous montrent un arrêt d'allongement brutal et le passage à une rosette de feuilles. Le comportement est le même dans les deux photopériodes étudiées et quel que soit le moment de la récolte.

Nous voyons donc encore une fois le redressement dû à une absence de l'inflorescence. Le stolon seul n'est pas capable de maintenir la croissance horizontale, quelle que soit la photopériode.

L'action corrélative exercée par l'inflorescence sur la croissance des stolons est indépendante de la photopériode à laquelle est soumise la rosette. Ce résultat est en accord avec les observations de CHOUARD (1950) : l'émission de stolons se fait dans les deux conditions (J.C. 8 h. et J.L. 8 + 8 h.); le redressement des stolons est plus précoce en jour court, alors

TABLEAU VI :- BOUTURE DE STOLONS

Mise en place des stolons			Nbre de jours écoulés entre la bouture et le redressement de la totalité des stolons
Date	Lieu	Nombre	
18-2-1955	J.L.	13	7
13-3-1955	J.L.	24	10
11-5-1955	J.L.	26	5
18-2-1955	J.C.	32	6
10-5-1955	J.C.	36	3

qu'en jour long les stolons atteignent environ 20 cm avant le redressement. Ces différences ne sont pas perceptibles dans les conditions climatiques de nos pièces de culture.

La photopériode ne semble pas jouer de rôle dans la floraison au printemps (voir floraisons obtenues en janvier en jour long et jour court). Elle semble jouer un rôle dans l'induction de la différenciation florale en automne (voir expériences de CHOUARD où la floraison des rosettes n'a lieu qu'après deux ans de culture en jour court).

Pourtant nous avons souvent observé des anomalies dans le cycle de développement décrit ci-dessus. En effet, en cultivant des rosettes d'*Ajuga reptans* en endroit sec et très ensoleillé, nous obtenons parfois des floraisons printanières sur stolon et très souvent des floraisons automnales sur stolons supplémentaires issus des rosettes d'été (PFIRSCH E. 1956). Ce phénomène a été observé une fois par KLEBS (1903), CHOUARD (1950) obtient de telles floraisons par culture sous 24 h. en serre.

En conclusion, nous affirmons pour *Ajuga reptans* L. une croissance horizontale des stolons sous action corrélative (expériences de bouture).

Cette corrélation émane de l'inflorescence en plein épanouissement (expériences d'ablation, de plâtrage).

L'inflorescence peut être remplacée par une application auxinique.

4. EPILOBIUM HIRSUTUM L

Le développement de cette plante a été décrit en détail par HAUSKNECHT (1884) dans sa Monographie des Epilobes. Des auteurs plus récents se sont intéressés surtout au cycle biologique de la plante SCHWARTZ W. et H. (1928). GILLOT et VIGNERON (1932), KAUPP (1937) ROSS (1943). Nous ne donnerons donc qu'un aperçu schématique de ce cycle.

La reproduction est souvent végétative. Les stolons forment en automne quelques entre-noeuds courts, les feuilles sont donc disposées en rosettes qui passent l hiver. Au printemps se dresse une tige orthotrope à floraison estivale. Au moment de la floraison apparaissent à la base les stolons, toujours charnus et à entre noeuds longs Ils sont soit souterrains, blancs, à feuilles écailleuses; soit au ras du sol et alors colorés, à feuilles plus grandes, vertes épinastiques Leur croissance horizontale se maintient jusqu en automne où ils forment une rosette de feuilles Les stolons souterrains se redressent brusquement forment de nombreuses racines et percent le sol où ils s'épanouissent en une rosette de feuilles vertes.

La croissance horizontale des stolons d *Epilobium hirsutum* a fait l'objet de quelques études anciennes.

STAHL (1884) constate que l extrémité bouturée d'un stolon se redresse immédiatement Ceci est confirmé par KLEBS (1903) et ROSS (1943) SCHWARTZ W. et H. (1928) montrent que le redressement après section semble etre une propriété normale du rhizome d *Epilobium hirsutum* Mais ils ont observé dans certaines conditions (boutures hivernales en serre chaude) que les rhizomes bouturés maintenaient un type de croissance horizontale en stolons feuillés qui après un certain temps est toujours suivi d'un redressement généralisé en tige orthotrope (37 cas sur 37).

Le stolon d'*Epilobium hirsutum* semble donc être normalement horizontal par action corrélative de la tige principale. Mais les relations entre la tige dressée et les stolons ne sont pas aussi frappantes que chez *Ajuga reptans* En effet, l'ablation

de la tige principale (soit par décapitation immédiatement sous l'inflorescence, soit par section dans la partie moyenne végétative), n'est pas suivie du redressement des stolons. C'est un bourgeon situé sur la tige principale, sous la section, qui se développe en rameau orthotrope de remplacement. Il suffit donc d'un talon de 4-5 noeuds basilaires de la tige principale pour maintenir chez le stolon le caractère horizontal.

A la différence d'*Ajuga*, où l'action stolonisante émane ni des deux noeuds basilaires de la tige, ni des noeuds de la rosette, mais uniquement de l'inflorescence, chez *Epilobium* ce sont les parties basales qui portent le pouvoir à induction plagiotrope.

Nous avons donc étudié le comportement du stolon au ras du sol, isolé totalement de la plante mère par bouturage. Certaines de ces boutures ont été suivies de la croissance orthotrope d'une tige feuillée. D'autres, au contraire, ont montré des propriétés très spéciales de croissance horizontale prolongée (PFIRSCH E. 1959).

I CROISSANCE ORTHOTROPE DES STOLONS BOUTURES

Un lot de stolons a été bouturé en octobre 1956. Sur 17 stolons bouturés, 11 se redressent immédiatement, 3 se redressent fin novembre 1956, 1 se dresse en décembre 1956, 2 n'ont pas repris. La plupart des plantes dressées obtenues meurt rapidement, quelques unes plus tardivement après une très mauvaise floraison.

De nouvelles boutures ont été réalisées en 1957, en chambre climatisée et en serre. Au mois d'août et de novembre 1957 le bouturage de stolons est suivi du redressement immédiat des extrémités. Au mois d'octobre quelques croissances sont dressées, quelques autres pousses se redressent plus tardivement après un départ horizontal. Aucun cas de croissance plagiotrope n'a été observé au-delà de six semaines.

La tendance normale des stolons d'*Epilobium hirsutum* est donc de croître verticalement; ils ne sont horizontaux que sous l'action corrélative de la pousse principale.

Ces stolons semblent posséder en outre une propriété ne se manifestant que dans des conditions spéciales. En effet, cer

taines années nous avons observé des exceptions à la règle, sans toutefois pouvoir les traduire par une loi intelligible

II - CAS DE PERSISTANCE DE CROISSANCE HORIZONTALE.

A) Stolons de 1955.

Un lot de stolons (10) a été bouturé *en automne 1955* en chambre climatisée en jour long de 16 h. Neuf de ces stolons ont poursuivi leur croissance horizontalement en formant des feuilles plus grandes, mais toujours épinastiques. Un seul cas de croissance orthotrope a été observé. très rapidement la croissance de cette tige s'est ralentie, un nouveau stolon très vigoureux s'est formé à sa base. Au mois de mars 1956 cette tige s'est détruite, le stolon avait alors 60 cm de long.

Les stolons plagiotropes ont continué cette croissance jusqu'au début de l'été 1956 où trois d'entre eux atteignaient 80 cm de long. Les six autres avaient été soumis pendant l'hiver à des boutures clonales successives. toutes suivies de la croissance horizontale soit de l'extrémité. soit des bourgeons axillaires aux noeuds des différentes sections.

Au mois de juin 1956 cette population d'une soixantaine de stolons a été répartie en différentes conditions climatiques soit maintenus en chambre climatisée (jour long). soit en serre, en plein air ensoleillé en plein air à demi immergés dans un étang. En toutes conditions la croissance horizontale des boutures ayant repris persiste pendant tout l'été et l'automne 1956. Les stolons demi-immergés (14) sont les seuls à préparer le redressement en automne 1956 en arrêtant leur croissance par une rosette de feuilles.

Pendant l hiver 1956 57 les boutures clonales effectuées en chambre climatisée ont donné 7 générations successives de stolons sans aucun redressement.

Au printemps 1957 nous avons assisté au redressement généralisé de tous les stolons en culture en serre et au jardin. La majorité des stolons en chambre climatisée s'est dressée également (11 croissances horizontales sont maintenues sur une cinquantaine de stolons). Les plantes dressées ainsi obtenues n'ont pas fleuri.

Au mois d août 1957, vingt de ces plantes ont formé quelques entre-noeuds plus courts et ont brusquement passé à une croissance plagiotrope par le sommet, donnant ainsi des stolons absolument typiques. Les autres plantes ont marqué le retour à une croissance horizontale par les rejets de la base qui poussent en stolons typiques. (voir Planche I).

En septembre 1957 des boutures clonales ont donc été effectuées sur les trois types
- stolons de 1955 ne s'étant jamais redressés (10),
- stolons terminaux sur tiges orthotropes (16),
- stolons basilaires de tiges orthotropes (environ 30).

Six générations successives de stolons sont ainsi obtenues en hiver 1957-58.

Au printemps 1958 nous assistons à des redressements généralisés. Ces redressements montrent une guérison plus profonde c'est à dire un retour au comportement normal : en aucun cas nous n'observons en été 1958 des retours à la croissance horizontale par les sommets. Dans certains cas la tendance plagiotrope se maintient par des stolons basilaires (119), dont certains se redressent immédiatement en automne 1958 (34), d autres bouturés restent horizontaux jusqu'au début de l'été 1959 (29) parfois même jusqu'en 1960 (36) et 1961 (20).

Les plantes dressées obtenues ainsi *en 1959* montrent une guérison presque totale ; aucun cas de retour horizontal par le sommet et rarement départ de stolons basilaires (55) dont 9 se redressent immédiatement, 15 au début de 1960, 3 en été 1960 et 12 se dressent et meurent en été 1961.

Les plantes dressées obtenues *en 1960* sont très fragiles et meurent sans avoir donné aucun rejet horizontal.

Seize stolons basilaires de 1959 sont encore horizontaux le 1-2-1962 (voir PFIRSCH 1959).

Nous avons schématisé le développement d'un de ces stolons de 1955, la complexité des croissances obtenues apparaît nettement (Fig. 2, p. 33).

B - Stolons de 1958.

Des stolons au ras du sol sont bouturés en octobre 1958 en chambre climatisée en jour long (12 stolons). Ces stolons poursuivent leur croissance horizontale après plusieurs boutures clonales jusqu'au *mois de mars 1959*.

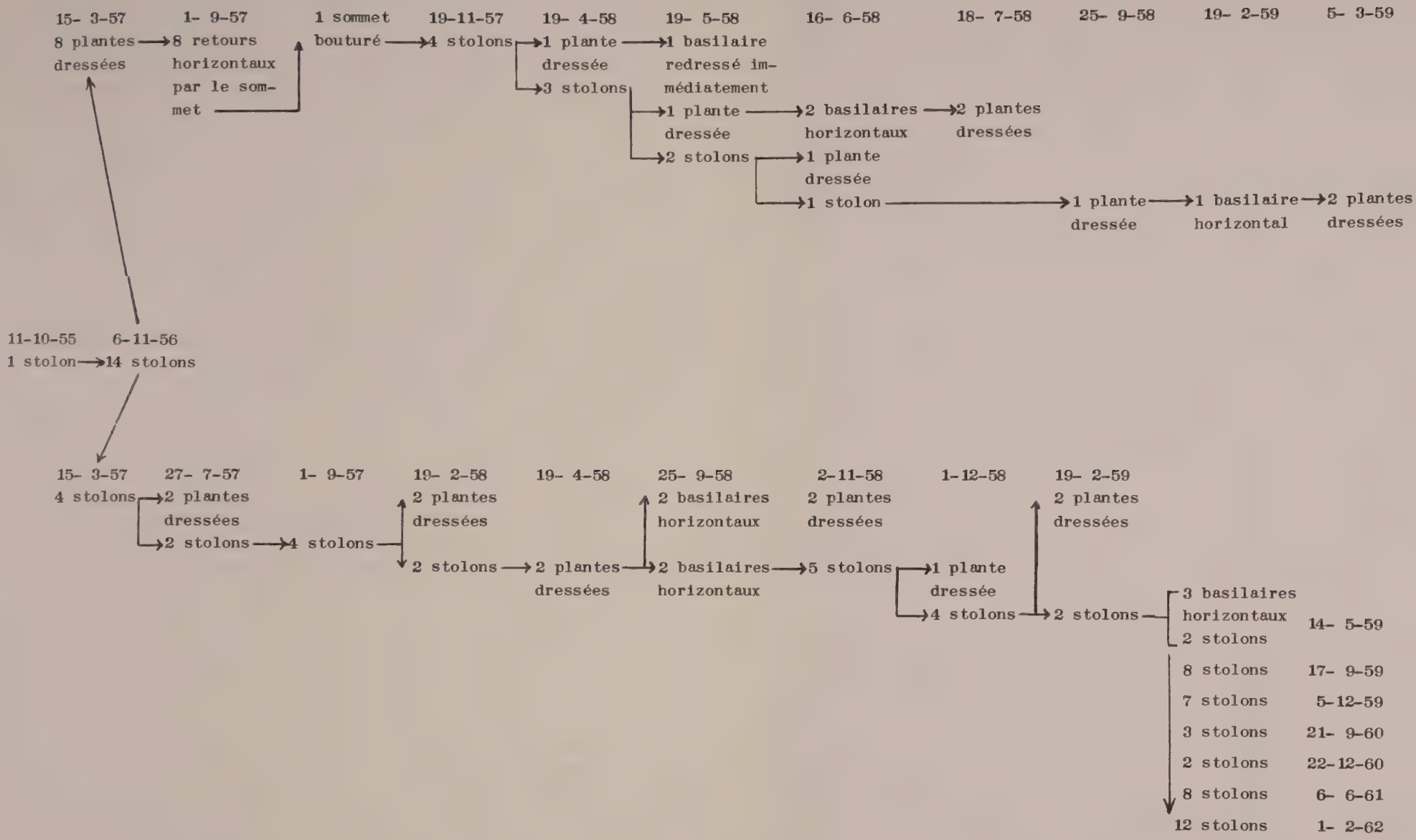


Fig. 2 - *Epilobium hirsutum* L. Schéma de croissance d'une lignée prise au hasard parmi les boutures de 1955.

Nous observons alors des redressements fréquents (26 stolons sur 51) Le redressement devient général *en été 1959* 2 stolons seulement maintiennent la croissance horizontale pendant l'hiver 1959-60 à travers deux boutures clonales.

Au mois d avril 1960 les 8 stolons ainsi obtenus se sont également redressés. Le bouturage de quelques stolons basilaires obtenus en *été 1959* sur les plantes orthotropes a été suivi du redressement immédiat.

C - Stolons de 1960.

Quelques cas de croissance horizontale ont été observés d'octobre 1960 à septembre 1961 en chambre climatisée.

Nous voyons donc que les cas de persistance de la croissance horizontale ne sont qu exceptionnels et que toujours plus ou moins rapidement, il y a retour à une croissance normale. Le retour à la croissance horizontale par le sommet est un phénomène déjà observé par KLEBS, SCHWARTZ et ROSS. Il était naturel de penser à une action photopériodique mais les résultats ne sont pas concordants ROSS observe ce phénomène pendant les mois de jour court octobre à mars les retours horizontaux observés par nous-même se situent en août, donc en période de jour long.

En conclusion, il nous a été possible de décrire avec *Epilobium hirsutum* un type de stolon normalement plagiotrope par action corrélative d une plante mère mais qui possède la propriété de maintenir dans certains cas cette croissance horizontale de façon autonome.

5. MENTHA

Beaucoup de Menthes présentent un pouvoir de multiplication végétative par les pousses plagiotropes de la base. Une description très détaillée du genre *Mentha* et de sa biologie est donnée par IRMISCH (1856) il étudie surtout *Mentha arvensis* L. mais insiste sur le peu de différence existant entre cette espèce et *Mentha aquatica* L., *M. sativa* L. et *M. silvestris* L. Des descriptions du cycle biologique sont données également dans certaines flores de nos régions ROYER (1881) BRIQUET (1891) ROUY (1895) BRIQUET dans ENGLER PRANTL (1897) HEGI (1906) COSTE (1906), MAIGE (1900) décrit en détail *Mentha aquatica* L.

Nous avons expérimenté avec les stolons de *Mentha rotundifolia* (L.) Huds. puis plus amplement avec *Mentha aquatica* L. de culture plus facile.

I - *MENTHA ROTUNDIFOLIA* (L.) Huds.

A) Croissance normale de la plante.

SCHMUCKER (1923) étudie en détail la biologie de la plante et le comportement physiologique des stolons. Nos propres observations sont en accord avec les descriptions de SCHMUCKER; on peut décrire la croissance normale comme suit

Développement printanier d une tige dressée à floraison estivale. Au moment de la floraison apparaissent à partir de bourgeons situés très bas sur la tige et dans le sol des stolons épigés feuillés parfois ramifiés. et des stolons hypogés à feuilles écailleuses, plus souvent ramifiés. Les stolons épigés peuvent atteindre des longueurs assez importantes (au delà de 50 cm). Dans certaines stations le développement des stolons épigés est très réduit ou même nul dans d'autres au contraire les stolons épigés prédominent. Signalons que COSTE cite uniquement la présence de stolons épigés alors que tous les autres auteurs ont vu les deux types de stolons. Ils signalent également le développement considérable des stolons (épigés et hypogés) pour les multiples hybrides existant.

Les bourgeons axillaires des divers noeuds à l'arrière des stolons épigés se développent souvent, surtout pour les stolons

très longs en petites tiges dressées à petites feuilles rondes qui ne fleurissent jamais SCHMUCKER les appelle des "assimilateurs".

Les parties dressées et les assimilateurs se détruisent dès le début de l'hiver; les stolons épigés n'assurent leur fonction de multiplication végétative que si les hivers sont doux ou si ces stolons sont protégés du froid par la couverture végétale du sol. Dans nos régions ces stolons passent rarement l hiver et c est en général à partir des stolons hypogés que les nouvelles plantes se dressent au printemps suivant.

SCHMUCKER (1923) dans son étude du comportement des deux types de stolons est frappé par la propriété qu ont ces stolons de se transformer très facilement l'un dans l'autre; des stolons épigés enselevis dans le sol et ainsi privés de lumière gardent la croissance horizontale tout en prenant l aspect morphologique souterrain Des stolons hypogés déterrés et portés ainsi à la lumière du jour, restent horizontaux et prennent l aspect feuillé des stolons épigés. SCHMUCKER constate que ceci se produit spontanément dans la nature où l on voit souvent des stolons sortir de terre et y rentrer plusieurs fois.

Nous avons pu nous-même observer souvent ce comportement.

RAUNKIAER (1934) signale ce même mode de croissance pour diverses autres espèces de *Mentha*.

B) Croissance des stolons après bouturage.

L étude des stolons épigés isolés par bouture nous a montré que leur croissance horizontale est liée à la présence de la tige principale.

Déjà SCHMUCKER (1923) constate que la bouture de petits stolons épigés est suivie du redressement en tige feuillée de toutes les pointes ayant pu résister à la dessication (environ la moitié).

Dans nos expériences également, il est difficile de protéger l'extrême pointe des stolons de la dessication et c est un bourgeon latéral sous-jacent qui remplace en général la pointe et donne une pousse dressée.

De nombreuses expériences de bouturage de stolons épigés de 8 à 30 cm, réalisées en 1956, 1957 et 1958, en chambres climatisées (en jour court et en jour long), en serre et également

en plein air en été, permettent d'affirmer l'origine corréla tive de la croissance horizontale des stolons de *Mentha rotundi folia* (Tableau VII).

TABLEAU VII *MENTHA ROTUNDIFOLIA* (L.) Huds.
BOUTURAGE DE STOLONS ÉPIGÉS 1956, 1957, 1958.

Longueur initiale des stolons	Nombre de stolons en expér.	Redressements observés après				Pertes par des sication
		8 15 j.	1 mois $\frac{1}{2}$	2 mois $\frac{1}{2}$	3 mois	
8 à 30 cm	247	213				34
40 à 50 cm	33		21	9		3
60 cm	4				4	

Nous voyons que la totalité des boutures de stolons inféri eurs à 30 cm se redresse après 8 à 15 jours (voir Planche II).

Cette action corrélative émanant de la tige principale est caractérisée par le fait qu'elle peut s'exercer à grande distan ce (stolons de plus de 50 cm). Elle peut également se trans mettre à travers plusieurs zones d'enracinement En effet, si l'on force des stolons de 20 à 30 cm à s'enraciner (marcottage) une ou plusieurs fois, le stolon continue sa croissance horizon tale. Mais dès que la liaison avec la tige principale est rompue par section, l'extrémité se redresse en petite tige feuillée, identique aux pousses orthotropes normales.

Des boutures de stolons de plus grande taille (40 à 50 cm) ont montré des retards de redressement allant jusqu'à 2 mois (Tableau VII). La totalité des stolons est redressée après 2 mois 1/2. Quatre stolons de 60 cm bouturés ont maintenu leur croissance horizontale pendant 3 mois.

Sur ces stolons persistants, la croissance en assimilateurs des bourgeons axillaires des feuilles à l'arrière est alors très active. Ceci est également cité par SCHMUCKER qui, par bouture de grands morceaux de stolons épigés, observait le maintien de la croissance horizontale pendant un certain temps et en même temps la formation abondante d'assimilateurs.

La fonction de ces rameaux n'a pas été définie.

On pourrait admettre qu'une telle croissance est due à l accumulation d'une substance stolonisante éventuelle dans les stolons ayant atteint des longueurs importantes. Ce n'est qu après épuisement ou inactivation de la substance que le stolon pourrait manifester sa tendance normale de tige à pousser de façon orthotrope.

II - *MENTHA AQUATICA* L.

A) Croissance normale de la plante.

Le développement normal est très voisin de celui de *Mentha rotundifolia* Les stolons épigés sont beaucoup plus abondants que les stolons hypogés. Ils atteignent spécialement pour des stolons poussant à la surface de l'eau ou même dans l'eau, des longueurs allant jusqu à un mètre. Ils portent alors de petites feuilles rondes dont les axillaires ne se développent que très rarement en petites tiges assimilatrices analogues à celles de *Mentha rotundifolia*

MAIGE (1900) attribue aux stolons de *M aquatica* après ses expériences de lumière directe et de lumière diffuse, un géotropisme transversal et un phototropisme positif.

La croissance horizontale des stolons est très régulière des stolons rattachés à la plante mère restent horizontaux dans toutes nos conditions expérimentales (chambres climatisées, en jour court et en jour long, plein air en été, en jour court et en jour long). De même des stolons que l'on a forcés à s'enraciner (marcottage), gardent la croissance horizontale; ils ne se redressent qu'après leur séparation de la plante mère.

Des stolons enracinés 3 ou 4 fois sur leur trajet horizontal, supportent souvent la séparation ils continuent horizontalement après rupture de la liaison avec la plante mère. Ceci se produit surtout quand les stolons qui s'enracinent sont très longs (plus de 80 cm). Dans ce cas 25 % des stolons environ gardent la croissance horizontale après section.

B) Croissance des stolons après bouturage.

La croissance horizontale des jeunes stolons de *M aquatica* (5 à 15 cm) est également imposée corrélativement par la tige principale. Des boutures effectuées en conditions écologiques

variées (chambres climatisées, en jour court et jour long serres, plein air en été, en jour court et jour long) en 1957, 1958, 1959 et 1960, sont toutes suivies du redressement rapide (8 jours parfois 15 jours) de l'extrémité en croissance des stolons ayant repris (voir Tableau VIII et Planche II).

Dans ce cas de *M aquatica* le mode de croissance horizontale semble plus durablement induit que chez *M rotundifolia* Le bouturage de stolons plus longs (20 cm) montre pour ceux ci un léger retard de redressement qui ne se réalise qu après 20 jours environ (Tableau VIII).

En observant le redressement de stolons encore plus longs nous voyons une relation étroite entre la longueur du stolon au moment de la bouture et le temps écoulé avant le passage à un mode de croissance orthotrope (Tableau VIII). Des stolons très longs (70 cm) montrent une croissance horizontale autonome pendant près de 3 mois. De tels stolons portent alors à l arrière de nombreux stolons basilaires, de longueurs déjà appréciables (15 à 30 cm).

Ces divers modes de croissance se réalisent dans les deux photopériodes étudiées, nous n avons donc aucune raison de penser à une action directe de la durée du jour

C) **Croissance d'extrémités de stolons après bouturage.**

Nous avons émis à propos de *Mentha rotundifolia* l idée de l accumulation d une substance stolonisante dans les stolons très longs Pensant que cette accumulation pouvait se trouver dans toute la longueur des stolons, nous avons cherché à libérer la pointe de cette influence supposée.

Nous avons donc comparé par bouturage aux stolons courts des stolons longs ramenés à la même longueur (8 à 10 cm) et constaté que le redressement est fonction non pas de la longueur actuelle mais de la longueur initiale En effet, le Tableau IX nous montre que les stolons initialement courts se redressent toujours en moins de 15 jours, les stolons dépassant 18 cm ont toujours un redressement très retardé ce redressement étant le même pour les stolons intacts et pour les stolons ramenés à des pointes d environ 10 cm Les croissances horizontales réalisées sont un peu plus faibles la croissance réalisée en deux mois par des stolons de 20 à 30 cm est de 24 cm environ celle des extrémités raccourcies des mêmes stolons est en moyenne de 16 cm (voir aussi PFIRSCH 1959)

TABLEAU VIII

BOUTURAGE DE STOLONS ÉPIGÉS DE *MENTHA AQUATICA* L. EN 1957 1958, 1959 et 1960.

Longueur des stolons	Nbre total de stolons en expér.	Nombre des stolons redressés après								Pertes par dessication
		8 jours	15 jours	22 jours	1 mois	1 mois $\frac{1}{2}$	2 mois	2 mois $\frac{1}{2}$	3 mois	
Moyenne entre 5 et 15 cm	486	371	64							51
Moyenne entre 15 et 25 cm	373		214	109						50
Moyenne entre 25 et 35 cm	261			20	211	4				26
Moyenne entre 35 et 40 cm	39				7	29	1			2
Moyenne entre 40 et 50 cm	48					8	31	2		7
Moyenne entre 50 et 60 cm	59					7	33	12		7
Moyenne entre 50 et 70 cm	23						4	14	1	4

TABLEAU IX

BOUTURES COMPARÉES DE STOLONS ÉPIGÉS LONGS ET RACCOURCIS À 10 cm DE *MENTHA AQUATICA* L. EN 1958, 1959 et 1960.

Types de stolons	Nbre de stolons en expérience	Type d'expérience	Nombre des stolons redressés après						Pertes par dessication
			8 à 15 j.	22 j.	30 j.	40 j.	45 j.	2 mois	
Courts 6 à 15 cm	50	non raccourcis	50		-			-	
Moyens 18 à 30 cm	70	non raccourcis 15			1	13		-	1
		raccourcis 55		9	5	34	-		7
Longs 30 à 55 cm	105	non raccourcis 53			1	6	30	11	5
		raccourcis 52		1			31	12	8

Ces résultats semblaient donc indiquer que la propriété de transmission du mode de croissance horizontale appartiendrait à la pointe et ne résulterait pas d'une accumulation dans toute la longueur du stolon d'une substance stolonisante.

Cette question sera reprise dans le cas de *Stachys silvatica* étudié plus loin.

D) **Bouturage de stolons de taille variable, mais de même âge.**

Nous avons alors cherché à savoir quel était le facteur en jeu âge du stolon ou longueur acquise pendant un temps donné. Il nous a été possible par culture en chambre climatisée en milieux variés, d'obtenir des stolons de même âge différant considérablement par les longueurs acquises.

Nous cultivons des plantes, toutes autres conditions étant égales, en terre ou en eau. Après une croissance de trois mois à partir du moment de leur apparition, les stolons issus de plantes cultivées en terre atteignent une longueur moyenne de 25 cm, alors que les plantes cultivées en eau produisent des stolons d'une longueur moyenne de 82 cm. Les différences se manifestent dès le début : pour obtenir de petits stolons de longueur moyenne de 8 cm, il faut attendre un mois pour les cultures en terre, alors que cette taille est atteinte en 10 jours pour des cultures en eau.

De tels stolons ont été bouturés en 1959 et 1960. Les résultats obtenus figurent au tableau X.

Nous voyons que pour ces stolons également, ce sont les longueurs atteintes avant la bouture qui déterminent le moment du redressement : redressement rapide des stolons inférieurs à 10 cm, retard de un mois à un mois et demi pour les stolons de 20 à 25 cm, croissance horizontale autonome pendant 2 mois et demi à 3 mois pour les stolons très longs (dépassant 50 cm).

E) **Redressement automnal des stolons.**

Les croissances horizontales étudiées sur les plantes cultivées en plein air sont interrompues par les conditions climatiques du début de l'hiver (octobre et novembre). Ces cultures ont été maintenues durant tout l'été soit en conditions naturelles, donc le jour long de juin, juillet et août, puis

les jours plus courts de septembre et d'octobre soit dans les mêmes conditions, mais le jour étant ramené à 8 h.

Nous avons observé chaque année (1958, 1959 et 1960), chez tous les stolons en culture au jardin, l'arrêt de croissance généralisé et la préparation de la croissance dressée du printemps suivant par formation d'une petite rosette de feuilles.

a) *stolons rattachés à la plante mère* soit courts (donc venant de se développer en conditions déjà automnales) soit longs et même très longs (ayant donc subi pendant plusieurs mois les conditions estivales). Ce redressement automnal se produit malgré l'induction de croissance horizontale que nous savons déjà (p. 40) imposée à ces stolons par action corrélative de la tige principale.

b) *stolons mis en bouture*, soit récemment (et devant donc, s'ils sont longs, donner lieu à des croissances horizontales autonomes de 2 à 3 mois); soit au cours de l'été (et devant donc normalement passer à la croissance dressée après 2 à 3 mois de croissance horizontale autonome). Le redressement des stolons longs de bouture récente est donc un fait nouveau.

c) si l'on récolte à ce moment (octobre) des stolons (courts et longs) dans la nature, en vue d'un bouturage en pièce climatisée, ils se redressent immédiatement après mise en culture indépendamment de la photopériode. Ils ont donc à ce moment déjà subi l'induction de croissance dressée. Cette induction ne peut exprimer un rythme autonome puisque des stolons bouturés au cours de l'été en chambres climatisées poursuivent le cycle de croissance décrit plus haut, sans être touchés par le redressement automnal. On suppose donc que la décision de redressement a été prise sous l'influence des conditions automnales subies dans la nature avant leur prélèvement.

La similitude de comportement automnal entre ces 3 catégories (a, b, c), indique le peu d'importance de la connexion plante-stolon (catégorie a) en automne. Est-ce la conséquence de la destruction automnale des parties aériennes de la plante mère, aboutissant à un affaiblissement de l'action corrélative ? Cette question sera reprise plus loin pour *Stachys silvatica*.

Nous faisons l'hypothèse que le redressement automnal résulte d'un ensemble de conditions : affaiblissement des corrélations, jour relativement court au début de l'automne, température abaissée.

TABLEAU X. — *MENTHA AQUATICA* L.

CROISSANCES COMPAREES APRES BOUTURE DE STOLONS DE MÊME ÂGE, MAIS DE TAILLES VARIABLES, OBTENUS PAR CULTURE EN TERRE ET EN EAU.

Type d'expérience	Origine des stolons	Nbre de stolons en expér.	Stolons initiaux		Raccourcis à		Nombre des stolons redressés après							Pertes par dessiccation
			Longueur moyenne en cm	Nbre d'entre-noeuds	Longueur moyenne en cm	Nbre d'entre noeuds	15 j.	22 j.	30 j.	45 j.	2 mois	2 mois 1/2	3 mois	
1	terre	17	19,4	9,5					15					2
	eau	16	80	26,8							1	14		1
1 a	terre	17	15,5	9,8	7,4	4,2		14	2	–	–	–	–	1
	eau	16	57,6	22,3	8	3,7	–	–	–	–	10	4	–	2
2	terre	10	37,8	17			–	–	1	8	–	–	–	1
	eau	10	110	39			–	–	–	–	–	7	3	–
2 a	terre	10	24,6	13,9	8,5	4,8	–	–	1	9	–	–	–	–
	eau	8	81,3	30,2	10	5	–	–	–	–	–	7	–	1

Nota : Nous signalons que la présence de fractions dans les nombres d entre-noeuds s explique de deux façons :

1) Ces nombres sont les moyennes de la totalité des stolons en expérience.

2) Dans le cas des stolons raccourcis nous avons été obligés de prendre parfois des fractions d'entre-noeuds pour obtenir une égalité dans les longueurs utilisées.

Les stolons sont controlés tous les 2 jours, dès le 5ème jour après le bouturage.

En *conclusion*, nous pouvons admettre pour ***Mentha aquatica*** que la croissance horizontale des stolons est dirigée corrélativement par la plante mère. Mais les stolons acquièrent en s'allongeant une autonomie de croissance qui est fonction de la longueur réalisée. Nous pensons à une propriété spéciale, se renforçant avec l'âge et les longueurs acquises, auto-induisant en quelque sorte le stolon dans sa croissance horizontale. Il faut admettre que ce pouvoir s'épuise au cours de la croissance réalisée après bouturage, faisant place à la tendance normale à pousser en tige orthotrope.

Nous n'avons pas étudié plus en détail la physiologie des stolons de ***Mentha aquatica***, car au même moment des expériences réalisées sur une autre Labiée, ***Stachys silvatica*** L., nous ont donné des résultats très spéciaux. D'autre part la culture et le bouturage de ***Stachys silvatica*** sont plus faciles que ceux de ***Mentha aquatica***.

6. STACHYS SILVATICA L.

La croissance des stolons de *Stachys silvatica* a été mise à l'étude au même moment que celle d'*Ajuga reptans* et de *Mentha*. La particularité de leur comportement s'est rapidement révélée et c'est donc sur son analyse qu'ont porté la plupart de nos efforts. Il convient, dans ces conditions, de donner une description beaucoup plus détaillée du développement normal de cette plante.

I - BIOLOGIE DE *STACHYS SILVATICA*.

Les parties végétatives rampantes de *Stachys silvatica* sont rarement évoquées dans les flores usuelles de nos régions; on cite parfois un appareil souterrain rampant (voir ainsi KIRSCHLEGER (1836 et 1852), GRENIER et GODRON (1848-56), ROUY (1895), COSTE (1906), FOURNIER (1928 et 1934-40)). Des descriptions plus détaillées sont données par ROYER (1881), BRIQUET (1891 et 1897) dans ENGLER-PRANTL, HEGI (1906).

IRMISCH (1856) donne une très belle étude de la germination et de la jeune plante. MAIGE (1900) étudie en détail le cycle biologique de *Stachys silvatica*.

Nous référant à ces deux auteurs, en accord avec nos propres observations, nous donnons la description suivante :

A) Aspect morphologique du développement de *Stachys silvatica*.

La jeune plante porte des cotylédons ovoïdes assez larges; elle ne développe que deux à trois entre-noeuds dans la première année, sans jamais se ramifier. Ces parties sont détruites en hiver et, au printemps de la deuxième année, c'est un bourgeon cotylédonaire (parfois les deux) qui développe une tige dressée; cette tige arrive à floraison en été (voir Planche III).

La racine principale se détruit rapidement et de nombreuses racines adventives apparaissent sur la base de l'axe transformé en souche.

La tige est quadrangulaire les angles peu marqués à la base sont très nets dans la partie haute florifère La tige porte des feuilles larges à sommet en pointe à pétioles longs pour les feuilles de base plus courts ou nuls pour les feuilles du sommet Les feuilles sont largement étalées parfois légèrement épinastiques.

Les bourgeons axillaires des feuilles supérieures donnent des rameaux fertiles ceux des feuilles moyennes font des rameaux dressés stériles Les bourgeons axillaires de la base de la tige se développent au moment de la floraison en rameaux horizontaux soit aériens à partir des bourgeons au dessus du sol soit souterrains si les bourgeons se trouvent dans le sol

B) Morphologie du stolon hypogé.

C'est un rameau souterrain, presque rond, un peu épaissi et charnu, dépourvu de chlorophylle Les entre-noeuds sont longs radicants aux noeuds, les feuilles sont réduites à des écailles blanches la dernière paire formée reste longtemps refermée sur le bourgeon terminal La direction de croissance est toujours horizontale le stolon reprend très vite cette position s il a été obligé de s en écarter (pour contourner un obstacle ou par déplacement expérimental) Au début de l'hiver ce stolon arrête sa croissance en redressant brusquement son extrémité préparant ainsi la croissance du printemps suivant qui sera dressée Certains stolons très proches de la surface du sol la percent ainsi déjà en automne et s'épanouissent en une petite rosette de très petites feuilles vertes (voir Planche III)

C) Morphologie du stolon épigé.

C'est un rameau aérien, quadrangulaire, non épaissi, chlorophyllien, souvent coloré en rouge.

Les entre-noeuds sont plus courts que chez les stolons hypogés, mais néanmoins plus longs que sur la tige dressée ils sont peu radicants aux noeuds Les feuilles vertes sont en général un peu plus petites que sur la tige dressée mais également pointues et pétiolées très épinastiques, parfois presque enroulées La dernière paire de feuilles formée reste d abord refermée sur le bourgeon terminal avant de se recourber vers l extérieur (voir Planche III).

On reconnait un jeune stolon épigé dès le début de son développement à ce que la croissance intercalaire des entre noeuds voisins du sommet est très forte et rapide alors que dans une jeune tige dressée les entre noeuds s allongent tardivement après formation de plusieurs paires de feuilles qui lui donnent ainsi un aspect de rosette La direction de croissance est toujours horizontale les stolons y reviennent rapidement après avoir été déplacés. Au début de l'hiver, les derniers entre-noeuds formés ne s allongent plus et le stolon arrête sa croissance en une rosette de feuilles (Planche IV).

Il arrive souvent sur certains pieds très forts et après la floraison que des bourgeons situés plus haut sur la tige dressée se développent non pas en rameaux dressés stériles, mais immédiatement en stolons que nous appelons aériens supérieurs pour les opposer aux premiers qui sont aériens au ras du sol. Ces stolons diffèrent par la taille des feuilles qui est plus voisine de celles de la tige dressée elles sont également peu épinastiques Ces stolons horizontaux s inclinent souvent sous leur poids et arrivent à toucher le sol où ils continuent une croissance horizontale absolument identique aux stolons nés au ras du sol. Le port habituel d une plante avec les différents rameaux est schématisé dans la figure 3 (p. 50).

D) Anatomie de *Stachys silvatica* (selon BRIQUET)

Les tiges ont quatre colonnes de collenchyme saillantes dans les angles l'écorce est importante et comporte deux zones nettes : une, externe, chlorophyllienne et l'autre, interne, à grosses cellules incolores Dans les angles on trouve de gros faisceaux libéro ligneux une gaine sclérifiée entoure une moelle caduque Il n y a pas de grande différence entre les tiges dressées et les tiges rampantes, si ce n'est une réduction des colonnes de collenchyme dans les stolons hypogés, l'uniformité des cellules de l'écorce, moins importante, et souvent la persistance de la moelle.

E) Cycle biologique.

On ne trouve que rarement dans la nature la jeune plante de première ou deuxième année La multiplication chez *Stachys sil*

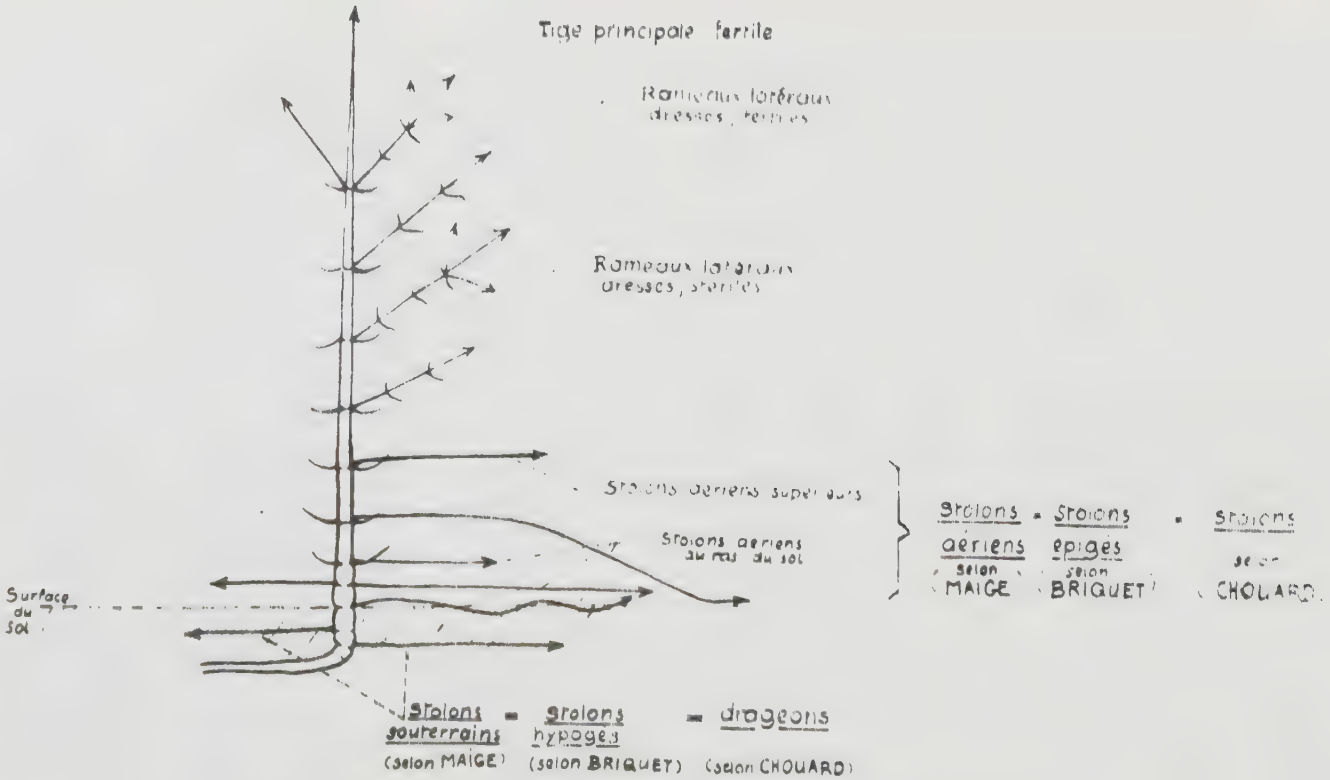


Fig. 3 – *Stachys silvatica* L. Schéma de la répartition des différents rameaux latéraux sur une jeune plante.

vatica se fait le plus souvent par les rameaux rampants de la base.

Lorsque les rosettes terminant les stolons épigés sont protégées par des feuilles mortes ou de l'herbe, elles arrivent à passer l'hiver et dressent au printemps une tige florifere. Mais très souvent ce sont les stolons hypoges qui percent le sol au printemps et donnent la nouvelle tige fleurie. Celle-ci émet de nouveaux stolons, hypogés et épigés, qui poussent horizontalement durant l'été, atteignant des longueurs importantes (60 cm) et qui au début de l'hiver se recourbent légèrement vers le haut et forment une rosette de feuilles, préparant ainsi le redressement de l'année d'après.

Notons ici que la notion de deux types différents de stolons, nettement marquée du point de vue de leur morphologie et de leur origine, et qui est également physiologique comme nous le verrons plus loin, n'a pas frappé des auteurs tels qu'IRMISCH, MAIGE ou ROYER. Ces trois auteurs décrivent des stolons souterrains qui peuvent s'échapper du sol, se couvrir de feuilles et devenir ainsi des stolons aériens. Seuls HEGI (1906) et RAUNKIAER (1934) font une distinction nette entre stolons hypogés et épigés.

IRMISCH (1856) constate que les stolons ayant pu s'échapper du sol et se couvrir de feuilles, arrivent alors souvent à fleurir en octobre; BRIQUET (1891) décrit *Stachys silvatica* comme plante à "souche produisant des bourgeons qui fleurissent déjà en automne lorsqu'ils sortent du sol, mais qui se couvrent d'écailles et ne fleurissent que le printemps suivant lorsqu'ils restent enfouis dans le sol". Nous n'avons jamais pu observer un tel comportement sur des *Stachys silvatica* en milieux écologiques très variés.

Voici les stations principales dans lesquelles nous avons observé et recolté *Stachys silvatica* en vue des cultures expérimentales :

a) Forêt du Rhin aux alentours de Strasbourg (180 m), station très sèche en été.

b) Colline sous-vosgienne sèche vers 200 m (près de Wangen, Vosges moyennes).

c) Forêt très humide (*Abieto-Fagetum*) vers 500 m alt. (près de Rothau, Vosges moyennes).

d) Hêtraie humide à 900 m (Col de la Charbonnière, Vosges moyennes)

e) Des pieds ramenés de ces stations sont cultivés depuis plusieurs années au Jardin Botanique en endroit très ensoleillé

II - COMPORTEMENT PHYSIOLOGIQUE DES DEUX TYPES DE STOLONS

Des pieds de *Stachys silvatica* ont été cultivés à partir de 1957 en station très ensoleillée. Ils ont reçu en été soit le jour long normal (14 à 16 h), soit le jour normal ramené à 8 h par obscurcissement des plantes. Les cultures expérimentales (boutures) ont été réalisées soit en plein air en été, donc dans les conditions ci-dessus, soit en chambres climatisées, en jour long (16 h) et en jour court (8 h).

A - Les stolons hypogés

Nous avons vu que ces stolons se développent au moment de la floraison. Cette floraison se fait au même moment (début juin) en jour long et en jour court, elle est donc indépendante de la photopériode appliquée à la jeune plante.

La croissance des stolons a été étudiée en liaison avec la plante mère et après séparation et bouturage.

1) *Croissance des stolons rattachés à la plante mère*

La production de stolons et la croissance horizontale de ces stolons est continue sous les deux photopériodes étudiées. De même nous n avons pas observé de différence de longueur entre stolons de plantes en jour long ou en jour court La photopériode n agit donc pas sur la croissance des stolons souterrains.

Mais la lumière semble avoir une action sur leur réaction géotropique Selon RAUNKIAER (1934) ils sont négativement géotropiques en obscurité absolue et poussent donc dressés, bien qu'étant en liaison avec une tige principale éclairée Il faut donc que des stolons normalement plagiotropes perçoivent la lumière à travers le sol qui les couvre. il est à noter que les stolons ne sont jamais à grande profondeur ils cheminent à quelques centimètres sous le sol RAUNKIAER réalise une expé

rience concluante il plante des individus normaux soit immédiatement sous la surface du sol soit à 15 cm de profondeur Les nouveaux stolons formés cheminent sous la surface du sol dans le premier cas dans le deuxième cas quelques stolons se sont développés à partir des organes placés à 15 cm de profondeur, ils ont poussé verticalement vers le haut jusqu'à arriver sous la surface du sol où ils ont continué horizontalement.

Les stolons hypogés continuent horizontalement jusqu'en automne (octobre-novembre) où ils arrêtent leur croissance par un début de redressement comme nous l'avons décrit plus haut.

2) *Croissance des stolons après bouturage.*

Les stolons sont déterrés et séparés de la plante mère, l'action corrélative exercée par celle-ci est donc rompue.

Nous avons étudié la croissance de stolons de tailles variables, allant de 5 cm à plus de 50 cm, dans les deux photopériodes. Les résultats sont groupés dans le tableau XI.

Quelle que soit la photopériode considérée, nous voyons le redressement des stolons 4 à 5 jours après le bouturage, indépendamment de la longueur initiale

La croissance horizontale des stolons hypogés est donc induite corrélativement par la tige principale libérés de cette action les stolons ont une croissance dressée en toutes conditions (voir Planche IV).

3) *Croissance des stolons sous la protection d'une partie seulement de la tige dressée.*

L'action corrélative émanant de la tige principale est-elle une action de toute la tige ou uniquement de l'inflorescence comme dans le cas d'*Ajuga reptans* ?

Nous avons réalisé sur des plantes portant des stolons hypogés une série d'expériences d'ablation de diverses parties de la tige principale la section se fait sous l'inflorescence, il reste alors en général 7 à 8 noeuds sur la tige; la section se fait d'autre part plus bas, laissant le stolon en liaison avec un nombre décroissant de noeuds ou même uniquement un noeud de la tige dressée (le noeud de base évidemment) (voir Tableau XII). Nous désignons par 'talon' les noeuds de base demeurant seuls attachés aux stolons en vue d'exercer une action corrélative.

TABLEAU XI - *STACHYS SILVATICA* L.

BOUTURAGE DE STOLONS SOUTERRAINS 1959 ET 1960.

Longueur initiale des stolons	Nbre total de stolons en expérience	Photopériode étudiée		Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
		Longueur des jours	Nombre de stolons			
Infrs. à 10 cm	428	J.C.	260	216	-	44
		J.L.	168	151	-	17
10 à 15 cm	415	J.C.	196	175	-	21
		J.L.	219	193	-	26
15 à 20 cm	349	J.C.	178	163	-	15
		J.L.	171	144	-	27
20 à 30 cm	151	J.C.	119	101	-	18
		J.L.	32	28	-	4
30 à 40 cm	60	J.C.	34	30	-	4
		J.L.	26	23	-	3
40 à 50 cm	49	J.C.	26	23	-	3
		J.L.	23	21	-	2
plus de 50 cm	10	J.C.	6	6	-	-
		J.L.	4	4	-	-
Total général	1462		1462	1278	-	184

TABLEAU XII — *STACHYS SILVATICA* L
ABLATION DE PLUS EN PLUS POUSSÉE DE LA TIGE PRINCIPALE

Nombre de noeuds constituant le talon	Pieds en expérience Nombre total	Nombre de stolons sur ces pieds	Nombre de stolons à croissance dressée	Nombre de stolons à croissance horizontale	Nombre de stolons desséchés
8 noeuds = ablation de l'inflorescence	50	97	4	89	4
6 noeuds	9	18	-	18	
5 noeuds	14	31	-	31	
4 noeuds	25	50	-	47	3
3 noeuds	35	83	18	64	1
2 noeuds	35	78	76	-	2
1 noeud	46	134	128	1	5

Nous voyons que la croissance des stolons hypogés en liaison avec un ou deux noeuds basilaires de la tige dressée est toujours orthotrope.

La croissance des stolons hypogés est toujours horizontale s ils sont en liaison avec une partie de la tige dressée comprenant au minimum 4 noeuds (à partir de la base)

Un talon de trois noeuds basilaires de la tige dressée ne suffit pas toujours à maintenir la croissance horizontale des stolons hypogés (78 % de croissances horizontales. 21 % de croissances dressées)

Nous pouvons donc conclure que l'inflorescence ne joue aucun rôle dans la croissance horizontale du stolon hypogé de *Stachys silvatica* L action corrélative de la tige principale émane de la partie basale de celle ci (un talon de quatre noeuds est suffisant)

4) *Apports auxiniques*.

Nous avons vu plus haut (p 26) que l action corrélative émanant de l'inflorescence d'*Ajuga reptans* peut etre remplacée par un apport auxinique sur la tige d *Ajuga* privé de la jeune hampe florale.

Dans le cas de *Stachys silvatica* un talon de quatre noeuds de la base de la tige dressée peut il être remplacé dans son action sur le stolon hypogé par une application auxinique ?

Les apports se font en pâte lanolinée appliquée en une seule fois sur la surface de coupure Nous avons utilisé l'acide indol acétique en concentrations de 10^{-4} et 10^{-5} g/cm^3 . Des plantes témoins reçoivent une pâte lanolinée contenant de l'eau distillée

L'auxine est appliquée à des pieds de *Stachys silvatica* portant des stolons hypogés et privés de la tige dressée le talon est donc réduit au seul noeud basilaire

TABLEAU XIII - *STACHYS SILVATICA* L
APPORT AUXINIQUE SUR UN TALON RÉDUIT.

Concentration auxinique	Nombre de pieds étudiés	Nombre de stolons sur ces pieds	Nombre de stolons à croissance dressée	Nombre de stolons à croissance horizontale	Nombre de stolons desséchés
IAA 10^{-4}	25	72	72		
IAA 10^{-5}	22	67	65		2
lanoline - eau	10	24	24		

La croissance des stolons hypogés est dressée dans tous les cas leur extrémité perce le sol et ils forment une nouvelle tige stérile.

L'acide indol acétique est donc incapable, du moins dans les conditions de l'expérience, de se substituer à l'action des tissus des noeuds et entre-noeuds basilaires Il nous est donc permis de penser que les substances en jeu dans l'action corrélative de la tige principale ne sont pas de nature auxinique

B :- Les stolons épigés

1) *Croissance des stolons rattachés à la plante mère.*

La production de stolons et leur croissance horizontale est continue dans les deux photopériodes La longueur atteinte par les stolons épigés est plus grande que celle des stolons hypogés et elle atteint un maximum pour des plantes en jour long (stolons au-delà de un mètre) La photopériode longue exerce donc une action favorable sur le développement de la plante Les stolons épigés sont également atteints par le redressement automnal la croissance dressée de l'année suivante se dessine déjà avant l hiver fait déjà observé par VOCHTING (1898).

La croissance horizontale si puissante en jour long a évidemment lieu en plein soleil d'été donc en lumière très forte.

Ces observations ne sont pas en accord avec celles de MAIGE (1900) qui obtient des rameaux dressés stériles lorsqu il oblige les bourgeons stoloniformes de la base de la tige à se développer en plein soleil S il transporte en plein soleil un pied ayant développé des stolons épigés en lumière diffuse MAIGE voit ceux-ci se redresser Le retour en lumière diffuse est suivi du retour à une croissance horizontale

MAIGE observe qu en lumière diffuse les rameaux végétatifs latéraux du haut ne se développent pas en tiges dressées stériles mais en tiges obliques ou horizontales portant même des des racines.

Nous n'avons jamais observé ce phénomène, même dans des sous bois très touffus où la lumière est très atténuée

RAUNKIAER (1934) a également observé le passage graduel de la tige latérale florifère à la forme stolon Les rameaux latéraux hauts sont florifères et courts, ceux de la partie moyenne stériles et plus longs, se courbant progressivement vers le sol Tout à fait en bas ce sont de longues tiges, s enracinant par fois et capables de passer l'hiver si elles sont protégées RAUNKIAER pense qu'elles sont devenues des stolons les stolons ne seraient que des tiges latérales ayant repoussé leur floraison à l'année suivante

Nous pensons que cette observation correspond à la description que nous avons donnée plus haut Pour nous, il existe des stolons aériens hauts induits horizontalement dès leur origine et ne provenant pas d'une transformation de tiges dressées sous

l'influence de la lumière. Il est à noter que nous avons observé ce port aussi bien en endroit très ensoleillé qu'en sous bois de hêtraie à lumière atténuée.

2) *Croissance des stolons après bouturage*

Les stolons séparés de la plante mère ont été bouturés dans les deux photopériodes à l'étude. Nous avons étudié à la fois les stolons aériens supérieurs et les stolons au ras du sol. L'expérience nous a rapidement montré que le comportement des deux variétés de stolons était le même. Les stolons au ras du sol étant de loin les plus abondants, c'est donc sur ceux-ci que nous avons le plus de renseignements et c'est avec eux que les expériences ultérieures ont été réalisées.

Nous avons étudié des stolons de taille variable, en cherchant à les récolter aussi petits que possible (à partir de 2 à 3 cm). Les résultats obtenus figurent au tableau XIV.

D'après ces résultats numériques nous voyons qu'en jour long la croissance des stolons bouturés est toujours horizontale, quelle que soit la longueur initiale des stolons (mis à part 10 à 20 % de pertes par faute d'enracinement, 100 % des plantes survivantes sont horizontales).

En jour court au contraire, nous voyons deux comportements nettement différents : croissance dressée après bouturage pour les stolons inférieurs à 15 cm (mis à part 15 à 20 % de pertes faute d'enracinement, 100 % des croissances sont dressées) ; croissance horizontale après bouturage pour les stolons supérieurs à 18 cm (mis à part 8 % de pertes par dessication, 100 % des stolons survivants restent horizontaux).

Trois idées principales se dégagent donc des expériences ci-dessus :

1) Le comportement des stolons aériens hauts est le même que celui des stolons au ras du sol.

2) L'action des deux photopériodes est nettement différente : croissance horizontale de tous les stolons bouturés en jour long, croissance dressée pour des stolons bouturés en jour court.

3) La croissance dressée en jour court ne se réalise que pour des stolons de petite taille, allant jusqu'à 15 cm environ.

TABLEAU XIV - *STACHYS SILVATICA* L.

BOUTURAGE DE STOLONS AÉRIENS SUPÉRIEURS ET AU RAS DU SOL. 1958, 1959, 1960 ET 1961.

Longueur initiale des stolons	Photopériode étudiée	Nature des stolons	Nbre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
inf. à 5 cm	J.C.	aériens sup	39	32	-	7
		au ras du sol	135	104	-	31
	J.L.	aériens sup.	35		29	6
		au ras du sol	138		116	22
5 à 10 cm	J.C	aériens sup	32	27	-	5
		au ras du sol	143	123	-	20
	J.L.	aériens sup.	33		32	1
		au ras du sol	225		161	64
10 à 15 cm	J.C.	aériens sup	67	52	1	14
		au ras du sol	225	202	8	45
	J L	aériens sup.	41	-	36	5
		au ras du sol	198		179	19
15 à 18 cm	J.C.	aériens sup	30	6	23	1
		au ras du sol	127	40	66	21
	J.L	aériens sup.	42		36	6
		au ras du sol	316		280	36
18 à 25 cm	J.C.	aériens sup.	61		59	2
		au ras du sol	152		137	15
	J.L.	aériens sup.	28	-	26	2
		au ras du sol	127		116	11
Total général des stolons étudiés			2224	586	1305	333

Au delà de 18 cm la croissance horizontale des stolons est continue, même en jour court. Nous étudierons ultérieurement les propriétés des stolons de plus de 18 cm, en d'autres termes le vieillissement des stolons épigés en culture (voir Planche IV).

Le stolon épigé est donc capable de poursuivre sa croissance horizontale même s'il est libéré de l'influence corrélative de la plante mère.

Trois éventualités sont à envisager comme causes de la croissance horizontale prolongée :

1) Une action directe du jour long favorisant un port rampant, la croissance dressée en jour court serait due à l'absence de jour long.

2) Une action directe du jour court favorisant la croissance dressée, la croissance horizontale en jour long n'est alors due qu'à l'absence de photopériode courte.

3) Une propriété spéciale des stolons épigés qui leur permet de réaliser la croissance horizontale sans qu'elle leur soit imposée par la plante mère ou par des causes externes.

Nous avons cherché à étudier l'action des deux photopériodes. Le comportement de la plante privée de l'organe de perception des rythmes journaliers répondra à cette question. On connaît depuis longtemps le rôle joué par les feuilles dans le photopériodisme. Dès 1934 **KNOTT** montre que l'effet initial de la photopériode est reçu par les feuilles (chez l'Epinard). De nombreux travaux russes ont rapidement étendu cette notion à d'autres plantes herbacées et ont confirmé l'hypothèse que ce sont les feuilles tout juste adultes qui perçoivent le stimulus photopériodique (voir travaux de **CAJLACHJAN** (1936), **MOSHKOV** (1936), **LUBIMENKO** (1937)). Cette propriété a été confirmée pour les plantes ligneuses par de nombreux travaux américains (littérature citée dans **WAREING** (1953), travaux récents dans **NITSCH** (1959)).

Dans le cas de nos boutures, nous avions, au cours des expériences précédentes, souvent enlevé les 2 à 3 paires de feuilles adultes les plus basses pour la commodité et la propreté des boutures, sans pour autant modifier les résultats. Nous avons donc pensé que si la photopériode était perçue par l'intermédiaire des feuilles, il ne pouvait s'agir que des plus jeunes feuilles venant de s'épanouir. Nous avons donc étu-

dié le comportement après bouturage de stolons défoliés en enlevant les feuilles au moment du passage de la feuille mi-développée (surface environ 0.5 cm^2) à la feuille juste adulte (surface environ 5 cm^2) Nous avons ainsi enlevé en général 3 paires de feuilles en plus de la paire recouvrant à ce moment le bourgeon terminal Nous avons utilisé des stolons n'ayant pas encore dépassé 15 cm et donc sensibles au redressement par le jour court (voir PFIRSCH 1960 a) Les résultats obtenus figurent au tableau XV.

La croissance horizontale observée en jour court après ablation des feuilles confirme le fait que ce sont bien les feuilles qui perçoivent la durée du jour.

Les stolons bouturés en jour long ne réagissent pas à la défoliation la croissance est horizontale en présence de feuilles (100 % des cas mis à part 14 % de pertes par non enracinement) et en l absence de feuilles (98.5 % des cas, mis à part 14 % de pertes) Ces résultats indiquent l'absence d'action du jour long il ne joue donc pas de rôle dans la croissance horizontale prolongée Ce fait sera confirmé plus tard dans l'étude des stolons épigés vieillis sous conditions de culture expérimentale.

Les stolons bouturés en jour court réagissent nettement à la défoliation croissance dressée en présence de feuilles (94 % des cas, mis à part 16 % de pertes) croissance horizontale en l'absence de feuilles (96 % des cas, pour 15 % de pertes). Le jour court joue donc un rôle direct dans la croissance dressée des jeunes stolons épigés

La croissance horizontale des stolons défoliés est comparable quantitativement à celle des stolons foliés (qui est dressée) même nombre d'entre-noeuds formés, longueur légèrement réduite La croissance horizontale continue aussi longtemps que les nouvelles feuilles formées sont enlevées lorsque l'ablation cesse, le stolon se recourbe immédiatement et continue sa croissance, maintenant dressée.

Cette série d'expériences apporte une nouvelle preuve qu'il n'existe pas de différence entre stolons aériens supérieurs et stolons aériens au ras du sol

Les résultats ci-dessus nous permettent donc les conclusions suivantes

TABLEAU XV :- *STACHYS SILVATICA* L

BOUTURAGE ET DÉFOLIATION DE STOLONS AÉRIENS SOIT SUPÉRIEURS SOIT AU RAS DU SOL

1959 et 1960

Type de stolon	Photopériode étudiée	Type d'expérience	Nombre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
Aériens supérieurs	Jour court	stolons foliés	61	53	1	7
		stolons défoliés	216	11	181	24
	Jour long	stolons foliés	59		48	11
		stolons défoliés	52	1	44	7
Au ras du sol	Jour court	stolons foliés	212	163	13	36
		stolons défoliés	263	6	208	49
	Jour long	stolons foliés	114		101	13
		stolons défoliés	184	2	154	28

1) La croissance horizontale en jour long, en présence et en l'absence de feuilles, permet d'exclure l'éventualité d'une action directe du jour long.

2) Le stolon épigé, paraissant indépendant de l'action corrélative émanant de la plante mère, est soumis à l'action de facteurs externes, du moins dans son jeune age (stolons inférieurs à 15 cm), et en particulier du jour court. La croissance horizontale après bouturage qui le distingue du stolon hypogé, est interrompue par le jour court si celui-ci est perçu. Nous pouvons donc conclure à une action directe du jour court.

3) Nous admettons que le stolon aérien possède une propriété autonome lui permettant de poursuivre sa croissance horizontale après bouturage. Pour des stolons jeunes, cette propriété ne peut se manifester qu'en l'absence de jour court (ou de sa non perception après ablation des feuilles). Elle s'affirmera pleinement lorsque les stolons auront atteint une longueur suffisante en vieillissant.

3) *Croissance des stolons sous la protection d une partie seulement de la tige dressée.*

La croissance horizontale autonome du stolon épigé bouturé en jour long n'est pas en faveur d'une action par corrélation de la tige principale. Mais dans le cas du stolon inférieur à 15 cm et bouturé en jour court, une action corrélative d'une partie de la tige dressée n'est pas impossible. Nous avons déjà vu une telle action à propos des stolons hypogés mis en bouture (p. 53).

Nous avons donc réalisé sur des plantes portant des stolons épigés courts (inférieurs à 15 cm) et placées en jour court (8 h) en plein air, des séries d'ablations de diverses parties de la tige principale. La section se fait soit immédiatement sous l'inflorescence, soit de plus en plus bas, laissant le stolon en liaison avec un nombre décroissant de noeuds de la tige dressée (talon), ou même un seul noeud, le noeud de la base.

Les résultats exposés au tableau XVI montrent que l'action de redressement du jour court s'exerce librement lorsque le stolon n'est en liaison qu'avec un talon de un ou deux noeuds (100 % de croissances dressées des survivants dans les deux cas).

TABLEAU XVI

CROISSANCE DES STOLONS ÉPIGÉS COURTS AVEC UN TALON DE TAILLE VARIABLE

Nbre de noeuds constituant le talon	Pieds en expérience		Nombre de stolons à croissance dressée	Nombre de stolons à croissance horizontale	Nombre de stolons des séchés
	Nombre total	Nbre de stolons sur ces pieds			
8 à 7 noeuds = ablation de l'inflorescence	29	61	:-	61	
6 noeuds	23	79	4	71	4
5 noeuds	47	155	13	141	1
4 noeuds	41	109	32	75	2
3 noeuds	39	119	69	50	
2 noeuds	38	98	97	:-	:-
1 noeud	56	160	160	:-	

Dans le cas des stolons en liaison avec un talon de trois noeuds, nous avons déjà 50 % de croissances horizontales qui se maintiennent, malgré la culture en jour court.

Au fur et à mesure que le nombre des noeuds formant le talon augmente, nous voyons que les stolons sont de plus en plus protégés du redressement par le jour court et continuent leur croissance horizontalement (70 % dans le cas de 4 noeuds, 91 % dans le cas de 5 noeuds, 95 % et 100 % dans le cas de simples ablations des noeuds supérieurs et de l'inflorescence)

Nous pouvons en conclure une nouvelle fois que l'inflorescence ne joue aucun rôle dans la croissance des stolons de *Stachys silvatica*, qu'ils soient hypogés ou épigés.

Une action corrélative émane des noeuds basilaires de la tige principale (talon de 4 à 5 noeuds), et est capable de contrebalancer l'effet redressant du jour court sur les jeunes stolons épigés.

4) *Apports auxiniques.*

Nous avons vu plus haut (p 56) que l'acide indol-acétique n'est pas capable de remplacer l'effet corrélatif d'un talon de plusieurs noeuds sur la croissance du stolon hypogé.

Nous avons donc cherché s'il en était de même dans le cas des jeunes stolons épigés

La technique utilisée est toujours la même, les concentrations employées sont de 10^{-4} et 10^{-5} g/cm^3

L'auxine est appliquée à des pieds de *Stachys silvatica* portant de jeunes stolons épigés (inférieurs à 15 cm), placés en jour court en plein air et privés de la tige dressée, le talon étant donc réduit au seul noeud de base (voir Tableau XVII)

La croissance des jeunes stolons épigés en jour court est dressée dans tous les cas.

Si l'on compare ces résultats à ceux obtenus plus haut sur *Ajuga* et réalisés dans les mêmes conditions expérimentales, on voit que dans le cas présent l'acide indol-acétique est incapable de se substituer à l'effet corrélatif d'un talon de 4 à 5 noeuds de la tige dressée. Nous avons donc une nouvelle raison de penser que les actions en jeu entre la tige dressée et les stolons (hypogés et épigés) ne sont pas de nature auxinique

TABLEAU XVII

JEUNES STOLONS ÉPIGÉS DE *STACHYS SILVATICA* L. : APPORTS AUXINIQUES SUR UN TALON RÉDUIT

Concentration auxinique dans la lanoline	Nbre de pieds étudiés	Nbre de stolons sur les pieds	Nombre de stolons à croissance dressée	Nombre de stolons à croissance horizontale	Nombre de stolons desséchés
IAA 10^{-4}	25	78	74	1	3
IAA 10^{-5}	21	48	48	-	-
pâte à l'eau	10	29	28	-	1

Nous avons donc pu caractériser chez *Stachys silvatica* L. deux types distincts de stolons, aussi bien du point de vue morphologique que physiologique.

Le stolon souterrain est induit horizontalement par la pousse mère qui le porte, il se redresse après rupture, quelle que soit la photopériode.

Le stolon aérien séparé de la plante mère continue sa croissance horizontale d'une façon autonome, le jour court s'oppose à la manifestation de cette propriété en provoquant le redressement des stolons encore peu allongés.

Une propriété commune aux deux types de stolons déjà notée plus haut, est leur redressement dans les conditions automnales Cette question sera reprise spécialement plus loin.

III.- RELATIONS ENTRE LES DEUX TYPES DE STOLONS : METAMORPHOSE D UN TYPE DANS L'AUTRE.

Nous avons vu plus haut (p. 51) que les transformations des stolons ont frappé les divers observateurs.

Dans la nature on voit souvent des stolons hypogés s échapper du sol et devenir parfaitement épigés du point de vue morphologique. La partie de la tige souterraine exposée à la lumière se colore rapidement en vert, puis se charge même d'anthocyane. Le bourgeon terminal élabore des feuilles vertes, pétiolées épinastiques, les nouveaux entre noeuds formés sont plus courts. Après trois nouveaux noeuds l'aspect morphologique est celui du stolon aérien au ras du sol (voir Planche V).

On observe beaucoup plus rarement la transformation du stolon épigé en stolon hypogé. Le stolon aérien recouvert de terre ou comme il arrive en automne, de feuilles mortes ne produit plus que de petites feuilles non pétiolées presque écailleuses les nouveaux entre noeuds formés sont plus longs Le stolon perd la coloration rouge anthocyanique mais reste longtemps vert il ne blanchit jamais totalement.

Nous avons cherché à reproduire ces transformations expérimentalement et à vérifier si cet aspect morphologique correspond également à des transformations physiologiques des organes

A.- Stolons hypogés devenant épigés.

Des stolons souterrains sont sortis de terre et ainsi exposés à la lumière tout en demeurant attachés à la plante-mère et donc maintenus par celle-ci dans la croissance horizontale.

On peut envisager l'action d'au moins quatre facteurs : intensité lumineuse, photopériode, nature de la lumière durée d'exposition à la lumière.

Les expériences que nous avons réalisées ont porté sur l'action de la lumiere de diverses intensités et photopériodes

a) *Jour naturel d'été*, environ 30.000 lux. La longueur du jour est soit un jour long de 14 à 16 h soit le même jour long ramené artificiellement à 8 h. (Dans ces cas les stolons sont simplement sortis de terre).

b) *Lumière artificielle* en pièces climatisées
environ 6000 lux, longueur du jour 16 h.
environ 5000 lux, longueur du jour 8 h.
environ 2000 lux jour continu (Dans ces cas la plante entière est prélevée et placée en pots l extrémité des stolons hypogés restant à la lumière).

L extrémité apicale des stolons est exposée sur 5 cm environ la durée de l'exposition est en moyenne de 15 jours.

Les résultats obtenus en 1959 1960 et 1961 sont groupés dans le tableau XVIII.

Ces nombres montrent que mis à part 10 % de pertes par non reprise des souches tous les stolons survivants se transforment morphologiquement en stolons épigés en toutes conditions.

Il n y a donc pas de role apparent de la photopériode ou de l intensité lumineuse (tout au moins dans les limites étudiées).

Influence de la longueur exposée

Au cours des différentes expériences nous avons fait varier la longueur du stolon souterrain exposée à la lumière pendant un temps donné. Nous avons vu qu il est indifférent d exposer la longueur totale d un stolon (par exemple 30 cm) ou seulement une partie de ce stolon (ramenée meme à une extrémité de 2 à 3 cm). Ceci nous a fait admettre comme règle expérimentale l exposition des 5 cm terminaux évitant ainsi les dessications plus fréquentes pour une exposition totale.

Cette transformation est-elle physiologique ?

Si la métamorphose est physiologique nous devons obtenir après bouturage les croissances observées plus haut pour les stolons épigés d origine. On compare donc la croissance des stolons épigés et celle des stolons issus de métamorphose après bouturage dans les deux photopériodes que nous savons actives sur les stolons épigés croissance horizontale persistante en jour long redressement en jour court. Les résultats obtenus en 1959 et 1960 figurent au tableau XIX

TABLEAU XVIII

MÉTAMORPHOSES DE STOLONS HYPOGÉS EN 1959, 1960 ET 1961

Conditions d'éclairement	1959			1960			1961		
	Nbre de stolons en exp.	Métamorphosés	Pertes par dessication	Nbre de stolons en exp	Métamorphosés	Pertes par dessication	Nbre de stolons en exp	Métamorphosés	Pertes par dessication
Jour naturel long 30000 lux	112	106	6	54	49	5	56	51	5
Jour naturel court 30000 lux	115	92	23	32	29	3	48	45	3
Lumière artificielle *jour long*, 6000 lux	56	51	5	55	48	7	89	79	10
Lumière artificielle, *jour court*, 5000 lux	56	45	11	35	29	6	..	..	..
Lumière artificielle, *jour continu*, 2000 lux	30	28	2	..	..	..	..	..	..
Total :	369	322	47	176	155	21	193	175	18

TABLEAU XIX

BOUTURAGE DE STOLONS HYPOGÉS MÉTAMORPHOSES EN 1959 ET 1960.

BOUTURES EN JOUR LONG				
Lieu de la métamorphose	Nbre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
Métamorphose spontanée dans la nature	187	3	171	13
Jour naturel *long*	37	1	35	1
Jour naturel *court*	38	-	34	4
Lumière artificielle jour *long*	50	-	46	4
Lumière artificielle jour *court*	23	-	20	3
Lumière artificielle jour *continu*	8	-	6	2
Total :	343	4	312	27
BOUTURES EN JOUR COURT				
Métamorphose spontanée dans la nature	85	79	-	6
Jour naturel *long*	55	53	-	2
Jour naturel *court*	56	45	1	10
Lumière artificielle jour *long*	32	24	-	8
Lumière artificielle jour *court*	25	21	1	3
Total :	253	222	2	29

Ces chiffres nous montrent que, mis à part 8 % de pertes par non reprise, 98 % des stolons poursuivent la croissance horizontale en jour long, en jour court, 11,5 % des stolons sont perdus par dessiccation et 99 % des stolons ayant repris se redressent.

Ce comportement est celui de stolons transformés également physiologiquement : leur réponse est comparable à celle des stolons aériens autonomes en jour long et redressés par action du jour court.

Seuil de durée efficace d'exposition

Des stolons hypogés sont déterrés et placés à la lumière du jour naturel long : *pendant 24 h* : sur 40 stolons exposés, 38 ont donné une croissance dressée après bouturage en jour long (2 morts) ; *exposition de 48 h* : sur 40 stolons exposés, 40 ont donné une croissance dressée après bouturage en jour long. La transformation ne s'est donc réalisée ni morphologiquement (les stolons sont même encore demeurés incolores), ni physiologiquement (la croissance dressée après bouturage étant le comportement normal d'un stolon hypogé).

Exposition de 8 jours : la transformation morphologique est déjà réalisée : stolons verts, deux paires de feuilles vertes formées. Sur 40 stolons bouturés en jour long, 24 ont poursuivi la croissance horizontale, 15 se sont dressés, 1 mort. Ceci montre que la transformation physiologique n'est pas parfaite : 39 % des stolons ayant repris se redressent encore après bouturage.

Exposition de 12 jours : la transformation morphologique est totale : la transformation physiologique est également réalisée : nous observons la croissance horizontale de 95 % des stolons ayant repris après bouturage en jour long. Il faut donc 12 jours pour créer dans le stolon hypogé l'aptitude à poursuivre la croissance horizontale après bouturage, telle que nous la connaissons pour les stolons épigés.

La métamorphose est-elle totale ?

Nous avons montré plus haut que l'arrêt de la croissance horizontale du stolon aérien jeune est dû à l'action immédiate du jour court s'il peut être perçu par les jeunes feuilles. Si la métamorphose est totale, nous devons retrouver cette pro

priété pour nos stolons hypogés transformés. Nous avons donc appliqué à ceux-ci la méthode d'ablation des jeunes feuilles venant de s'épanouir. Les résultats obtenus en 1959 et 1960 figurent au tableau XX.

Les chiffres indiqués par ce tableau montrent qu'en *jour court*, outre 15 % de pertes par dessication, la croissance de tous les stolons survivants est dressée. Alors que les épigés naturels défoliés restent horizontaux en jour court, les épigés issus de métamorphose puis défoliés poussent dressés. La métamorphose a donc réalisé un type physiologique différent du type naturel et, comme la croissance dressée s'observe en présence et en l'absence de feuilles, on peut affirmer que la perception du jour court ne joue pas de rôle dans ce cas.

La question s'éclaire par les résultats obtenus en *jour long* (Tableau XX). Mis à part 11 % de pertes par dessication, 99 % des stolons ayant repris se redressent immédiatement. Alors que les stolons épigés naturels défoliés restent horizontaux en jour long, les épigés issus de métamorphose se redressent. Le type physiologique réalisé par la métamorphose est donc encore une fois différent du type naturel. Les stolons métamorphosés ont besoin du jour long pour réaliser la croissance horizontale. L'action du jour long se démontre encore par l'observation des stolons redressés : la croissance dressée se maintient aussi longtemps que l'on procède à l'ablation des nouvelles feuilles formées. Si, après formation de 3 à 4 entre-noeuds nouveaux (3 cm environ de longueur totale), on laisse s'épanouir les feuilles, on observe le retour à l'horizontale de toutes les tiges. La croissance horizontale à l'état folié est donc un effet direct de jour long : il nous faut admettre que la croissance dressée en jour court est un résultat de l'absence de jour long.

En conclusion, il se réalise chez *Stachys silvatica*, sous l'influence de la lumière de photopériode et d'intensité inégales, la transformation du stolon hypogé en stolon épigé. Cette transformation est également physiologique, mais elle n'est pas encore totale. En effet, le stolon métamorphosé exige au début le jour long pour réaliser la croissance horizontale, nous verrons qu'avec le vieillissement du stolon la métamorphose devient totale.

De tels stolons métamorphosés, cultivés en plein air, sont également atteints par l'arrêt de croissance consécutif aux conditions automnales. Ce phénomène sera étudié plus loin.

TABLEAU XX

STOLONS HYPOGÉS MÉTAMORPHOSÉS BOUTURÉS ET DÉFOLIÉS EN 1959 ET 1960

Lieu de la métamorphose	Nbre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
STOLONS DÉFOLIÉS EN JOUR LONG				
Métamorphose spontanée dans la nature	143	130	2	11
Jour naturel *long*	45	42	-	3
Jour naturel *court*	12	9	-	3
Lumière artificielle *jour long*	38	30	-	8
Lumière artificielle *jour court*	18	15	-	3
Lumière artificielle *jour continu*	7	7	-	-
Total :	263	233	2	28
STOLONS DÉFOLIÉS EN JOUR COURT				
Métamorphose spontanée dans la nature	48	41	-	7
Jour naturel *long*	61	53	-	8
Lumière artificielle *jour continu*	13	10	-	3
Total :	122	104	-	18

B :- **Stolons épigés devenant hypogés.**

La transformation expérimentale de stolons épigés attachés à la plante mère en stolons hypogés est facile à réaliser du point de vue morphologique.

Par contre la transformation physiologique de stolons en culture obscure pendant 15 jours à 3 mois n a pu etre établie (peut être par suite d'une durée d'action insuffisante).

En effet l usage des tests de lumière utilisés pour caractériser les stolons épigés semble suffire par lui même à réaliser

la métamorphose de retour. Des stolons bouturés en jour long et en jour court reprennent l'aspect morphologique épigé et continuent leur croissance horizontale.

Cette question devra donc être reprise.

IV ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LES STOLONS EPIGES ET HYPOGES METAMORPHOSES

Considérant les redressements observés dans la nature au début de l'hiver et les baisses de température déjà sensibles à ce moment, il nous a paru intéressant d'étudier le comportement de stolons bouturés et cultivés à basse température.

Nous avons placé des stolons bouturés quelques jours auparavant et donc déjà enracinés en enceinte obscure réfrigérée maintenue à 4° (± 1°). D'autres stolons ont été placés dans la même enceinte équipée d'une lampe de 60 W donnant environ 500 lux au niveau des plantes en intercalant entre cette lampe et les plantes une nappe d'eau en circulation nous avons pu maintenir la température vers +5° (écart maximal : +4° et +7°). On donne aux stolons en expérience soit le jour long, soit le jour court. La durée de l'expérience est de 15 jours.

Après ce traitement les boutures sont cultivées en chambre climatisée sous jour long où une croissance active reprend après une dizaine de jours.

Nous avons étudié de jeunes stolons épigés et des stolons hypogés venant d'être métamorphosés. Le tableau suivant groupe les résultats obtenus : (Voir Tableau XXI).

Nous voyons, quelle que soit l'origine des stolons et quel que soit le régime photopériodique appliqué mis à part 26 % de pertes par dessication des stolons, le redressement de 94 % des stolons en expérience, 6 % continuant la croissance horizontale.

Le redressement obtenu sous l'influence de la température plus basse est donc une propriété commune à la fois aux stolons épigés d'origine et aux stolons épigés par métamorphose d'hypogés. La métamorphose est donc déjà presque totale.

TABLEAU XXI

STOLONS BOUTURÉS AU FROID EN 1959 1960 ET 1961

	Conditions de culture	Nbre de stolons étudiés	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessica tion
Stolons épigés jeunes 1959, 1960, 1961	Obscurité	138	96	4	38
	Jour long	28	18	1	9
	Jour court	28	20	-	8
Stolons hypogés métamorphosés 1959, 1960	Obscurité	46	31	5	10
	Jour long	24	15	3	6
	Jour court	10	10		
Total :		274	190	13	71

V VIEILLISSEMENT DES STOLONS EN CULTURE PROLONGEE

Nous avons vu plus haut (p 58) le comportement des jeunes stolons épigés (inférieurs à 15 cm), redressés par l'action du jour court si celui-ci peut être perçu Nous avions vu également que des stolons au delà de 18 cm résistent à cette action de redressement et continuent la croissance horizontale meme en jour court (voir tableau XIV, p. 59)

Si l'on cultive des stolons épigés en chambres climatisées pendant plusieurs années, en renouvelant les stolons par boutures clonales successives d'une meme pointe, on peut obtenir des croissances importantes (PFIRSCH E. 1959, 1962) Nous avons observé ainsi des longueurs totales de plus de 8 m en 4 ans pour certains stolons. Au cours de ce vieillissement le pouvoir de croissance horizontale devient de plus en plus résistant aux influences du milieu.

A.- Perte de la sensibilité au jour court.

Des stolons dépassant toujours 15 cm (allant de 18 cm à 60 cm), sont boutürés en jour court. Les résultats obtenus figurent au tableau XXII.

TABLEAU XXII

STOLONS ÉPIGÉS VIEILLIS BOUTURÉS EN JOUR COURT

Longueur des stolons	Nombre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
18 à 25 cm	213	-	196	17
26 à 35 cm	134	3	117	14
plus de 36 cm jusqu'à 60 cm	61	-	59	2
Total :	408	3	372	33

Mis à part 8 % de pertes par dessiccation 99 % des stolons bouturés continuent leur croissance horizontalement La totalité des stolons ayant repris est donc devenue insensible au jour court.

On vérifie cette propriété nouvelle en appliquant à des stolons de 20 à 60 cm (donc vieillis plus de 4 mois) la méthode d ablation des jeunes feuilles. Les résultats obtenus par ce test de photopériode sont groupés au tableau XXIII.

TABLEAU XXIII

STOLONS ÉPIGÉS VIEILLIS BOUTURÉS ET DÉFOLIÉS EN JOUR COURT.

Longueur des stolons	Nombre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
18 à 24 cm	98	1	84	13
25 à 30 cm	65	-	62	3
31 à 40 cm	33	-	31	2
plus de 40 cm	17	-	11	6
Total :	213	1	188	24

La croissance horizontale de 99 % des stolons ayant repris en l'absence de feuilles, montre bien que ces stolons sont totalement insensibles à la photopériode.

Les expériences de défoliation en jour long, décrites plus haut (p. 61), nous avaient déjà permis de rejeter l'idée d une induction permanente de la croissance horizontale par action directe du jour long. Nous avions émis l idée d une propriété autonome des stolons transmissible de clone en clone les ex périences ci dessus confirment entièrement cette hypothèse

B - Perte de la sensibilité au jour long pour les stolons issus de métamorphose.

Les stolons obtenus par métamorphose de stolons hypogés ont besoin du jour long pour poursuivre leur croissance horizontale. Nous avons donc fait vieillir de tels stolons pendant plus d un an sous photopériode longue Nous avons appliqué à ces stolons à intervalles réguliers le test de photopériode qui nous sert de critère de sensibilité (ablation des jeunes feuilles) Voici les faits se dégageant de ces expériences (Tableau XXIV).

TABLEAU XXIV

STOLONS MÉTAMORPHOSÉS VIEILLIS DÉFOLIÉS EN JOUR LONG.

Age des stolons	Nombre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
3 mois 1/2	132	33	83	16
4 mois	50	3	41	6
4 mois 1/2	43	2	33	8
5 mois	50	1	41	8
6 mois	68	-	56	12
8 mois	26	-	23	3
10 mois	15	1	12	2
Total :	384	40	289	55

Après 3 mois 1/2 de culture en jour long, mis à part 12 % de pertes par dessication, nous n observons plus que 26 % de re dressement des stolons ayant survécu après 4 mois déjà le sto

lon est libéré du besoin de jour long (93 % des boutures ayant repris sont horizontales après défoliation).

La croissance horizontale autonome se manifeste aussi en jour court alors que nous y observions précédemment le redressement par absence de jour long.

La métamorphose est donc maintenant devenue totale; il n'y a plus aucune différence entre stolons épigés d'origine et stolons hypogés métamorphosés.

D'autre part nous voyons une fois de plus que le vieillissement des stolons renforce en eux de façon progressive l'aptitude à la croissance horizontale indépendante de toute action du milieu.

C - Perte graduelle de la sensibilité au froid.

Les stolons sont ils également capables de perdre en vieillissant la sensibilité aux températures plus basses qui provoquent le redressement ?

Des stolons épigés et des stolons issus de métamorphose ont donc été cultivés pendant plusieurs années (3 ans pour certains) en chambres climatisées sous jour long (cette photopériode étant la plus favorable à la croissance rapide et vigoureuse des stolons après bouturage). A différentes époques des stolons ont été prélevés et placés après bouturage en enceinte réfrigérée à +4° (obscure) ou +5° (lumineuse en jour long ou en jour court). La durée de traitement est toujours de 15 jours après quoi les boutures sont placées en chambre climatisée sous jour long où une croissance active se manifeste après 10 jours environ. Les résultats globaux obtenus figurent au tableau XXV.

L'influence de l'âge sur la réponse au froid est évidente les stolons d'âge inférieur à 6 mois présentent une croissance dressée dans 93 % des cas de boutures ayant repris comme nous l'avions déjà vu précédemment ; les stolons de plus de 9 mois ont un comportement totalement opposé : croissance horizontale pour 95 % des boutures ayant repris.

Si l'on envisage une action éventuelle de la photopériode les données obtenues par culture dans les trois conditions décrites sont les suivantes : tableau XXVI.

TABLEAU XXV

STOLONS VIEILLIS BOUTURÉS AU FROID

Age des stolons	Nombre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont	Pertes par des sication
Jusqu'à 6 mois	274	190	13	71
Plus de 9 mois	183	7	143	33

TABLEAU XXVI

ACTION DE LA PHOTOPÉRIODE SUR DES STOLONS VIEILLIS BOUTURÉS AU FROID

Conditions expérimentales	Age des stolons	Nbre de stolons en expérience	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
Obscurité et Froid	Jusqu'à 6 mois	184	127	9	48
	Plus de 9 mois	78	-	67	11
Jour court et Froid	Jusqu'à 6 mois	38	30	-	8
	Plus de 9 mois	37	-	30	7
Jour long et Froid	Jusqu'à 6 mois	52	33	4	15
	Plus de 9 mois	68	7	46	15

La réponse est également très nette croissance dressée après le traitement pour des stolons de moins de 6 mois crois sance horizontale pour des stolons de plus de 9 mois quelle que soit la photopériode donnée en même temps que le froid. Ceci confirme les idées émises plus haut d'une indépendance de plus en plus forte des stolons vis à vis des conditions externes et en particulier de la photopériode.

On peut aisément vérifier la pleine réalisation de la mé morphose en effet, si l'on oppose aux stolons épigés les stolons issus de métamorphose, on voit que ce facteur ne joue pas de rôle (voir les résultats tableau XXVII).

TABLEAU XXVII

COMPARAISON DE STOLONS ÉPIGÉS ET HYPOGÉS MÉTAMORPHOSÉS VIEILLIS BOUTURÉS AU FROID.

Age des stolons	Nature des stolons	Nbre de stolons en exp.	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessication
Jusqu'à 6 mois	Epigés	218	149	8	61
	Métamorphosés	56	41	5	10
Plus de 9 mois	Epigés	119	4	93	22
	Métamorphosés	64	3	50	11

Quelle que soit l'origine des stolons, la réponse est toujours la même sensibilité au froid pour des stolons de moins de 6 mois, indifférence au traitement pour des stolons de plus de 9 mois.

Nous voyons donc qu'avec l'âge les stolons se libèrent également de la sensibilité aux températures plus basses.

En conclusion, les stolons épigés de *Stachys silvatica* (naturels ou issus de métamorphose), soumis dans les premières phases du cycle de croissance à une action corrélative émanant de la tige principale, possèdent en outre une propriété transmissible, se manifestant par une croissance autonome. Cette propriété, liée au début à certaines conditions externes (photopériode, température), s'en libère progressivement avec l'âge de l'organe pour aboutir à une autonomie de plus en plus poussée.

Cette propriété est transmissible par boutures clonales à plusieurs générations pendant plus de quatre ans.

VI PROBLEME DU REDRESSEMENT AUTOMNAL ET VERNAL.

A plusieurs reprises déjà nous avons fait état de l'influence qu'exercent les conditions climatiques de l'automne sur les stolons en culture en plein air. Le problème a été exposé plus haut pour *Mentha*, il se présente de façon analogue pour tous les stolons de *Stachys silvatica*.

Plusieurs années de suite (1958, 1959, 1960 et 1961) nous avons fait la même observation en automne : les stolons en cours de croissance, même très vigoureuse, forment deux à trois entre-noeuds plus courts, à feuilles plus petites, à pétioles raccourcis. Le dernier entre-noeud s'allonge très peu et forme un léger coude, redressant ainsi le bourgeon terminal et donnant à l'extrémité du stolon l'aspect d'une rosette de feuilles. C'est sous cet aspect que le stolon passe l'hiver : s'il a été protégé du froid, le redressement réel n'a lieu qu'au printemps suivant où la rosette s'allonge en tige dressée.

La date de ce redressement varie d'une année à l'autre selon les conditions météorologiques du moment : la période se situe entre le début d'octobre et la mi-novembre.

Ces observations se font sur tous les stolons en culture en plein air à ce moment : soit venant d'être bouturés, soit cultivés durant tout l'été en conditions naturelles, les uns sous le jour long naturel de juin, juillet et août (14 à 16 h), puis le jour déjà raccourci (10 à 9 h) de septembre et octobre, les autres sous jour raccourci artificiellement à 8 h pendant la même période estivale.

Types de stolons redressés

A.- Stolons en liaison avec la plante mère.

1) *Stolons hypogés* (que nous savons induits à croissance horizontale par la plante mère).

2) *Stolons épigés*, courts (donc venant de se développer en conditions déjà automnales) et longs (donc ayant subi les conditions estivales). La croissance horizontale de ces stolons leur est, d'après ce que nous savons, imposée à la fois par la corrélation, par la tendance autonome propre et par l'absence de jour court (pour les jeunes stolons en jour long) absence nécessaire à la manifestation de l'autonomie des stolons courts.

3) *Stolons hypogés métamorphosés* (doublement protégés du redressement et par la présence de la plante mère, et par le maintien en jour relativement long permettant la manifestation de la propriété autonome).

B - Stolons isolés par bouturage.

1) *Stolons épigés* courts et longs. Nous savons que les stolons longs sont indifférents à la photopériode et restent horizontaux mais qu à ce moment ils sont encore assez jeunes pour etre sensibles à un certain froid.

2) *Stolons épigés issus de métamorphose d hypogés* Nous savons qu ils continuent la croissance horizontale si les jours sont suffisamment longs ils sont eux aussi sensibles à un certain froid.

C - Boutures effectuées en automne.

Des bouturages effectués au début de novembre (stolons courts et longs) sont suivis en toutes conditions de croissance dressée. Le redressement des stolons longs que nous savons pourtant très capables de poursuivre la croissance horizontale de façon autonome est un fait nouveau, qui montre que ces stolons sont déjà influencés par les conditions automnales.

Aucun redressement n a lieu en chambres climatisées pour des stolons boutures y séjournant durant l'été, une année ou même plusieurs années. On ne peut donc envisager un rythme interne provoquant le redressement des stolons à la fin de la période végétative normale.

Si l'on considère les trois catégories ci-dessus et la similitude du comportement des stolons se redressant dans les trois cas il semble que l influence de la liaison avec la plante mère soit négligeable. On peut évidemment penser que les corrélations entre tige herbacée et rameau latéral s affaiblissent en fin de période végétative, la destruction des parties aériennes de la plante se fait à la même période (octobre novembre) que les redressements décrits.

Mais des expériences restant préliminaires nous ont montré que si la plante mère est encore saine, le redressement est retardé de 15 jours à 3 semaines par rapport à des stolons dont

la plante mère a été soumise à une pourriture précoce (les stolons sont entourées de sacs en matière plastique transparente afin d'obtenir une humidité très forte, provoquant une pourriture rapide). On ne peut donc rejeter toute action de corrélation

D - Cas particulier des stolons vieillis

Nous avons décrit plus haut les propriétés des stolons épigés et hypogés métamorphosés vieillis en conditions de jour long (stolons au-delà de 9 mois). Nous savons que de tels stolons résistent à un traitement de froid (5°) donné pendant 3 semaines environ ces stolons continuent une croissance horizontale par leur autonomie propre.

La culture en plein air de stolons de plus d'un an ne modifie pas leur aspect avant l'automne, où ils présentent un arrêt de croissance apparent. Si on les place en conditions climatisées à la fin de décembre, on observe après 10 jours une croissance horizontale active de ces pousses. Elles ont donc résisté aux conditions automnales fatales à tous les autres stolons. Mais si ces stolons vieux hivernent en plein air, la reprise de la croissance au printemps (avril) se fait avec redressement brusque et passage à une tige orthotrope.

Les conclusions qu'on peut tirer des faits qui viennent d'être exposés sont encore imparfaites.

a) *Rôle essentiel du froid.*

Les observations faites sur la résistance aux conditions automnales des stolons vieillis plus d'un an et ne se redressant qu'après avoir subi un hiver entier, nous font penser que le rôle essentiel dans les redressements observés en automne est joué par les températures déjà plus basses en cette saison.

Les observations faites dans la nature, où nous voyons qu'un mois d'octobre chaud (1959, 1961) favorise le retard du redressement (qui a eu lieu en mi-novembre en 1961), sont en faveur de cette hypothèse.

Des expériences réalisant en fin d'été (septembre) les conditions de température du début de l'hiver sans modification de la photopériode (culture sous cage vitrée réfrigérée), seraient en mesure de nous éclairer, leurs difficultés techniques nous ont arrêté jusqu'à ce jour.

b) *Rôle de la corrélation*

Nous pouvons affirmer que les actions émanant de la tige principale sont très affaiblies en automne car nous observons le redressement de tous les stolons encore en liaison avec la plante mère.

Mais le redressement rapide des stolons portés par des plantes pourries précocement montre que les actions corrélatives ne sont pas totalement éteintes

c) *Rôle de la photopériode*

Y a-t-il un rôle adjuvant des jours déjà courts de septembre-octobre ?

Nous savons que le jour court donné en plein été n'agit pas sur des stolons attachés ou sur des stolons suffisamment longs. Nous avons aussi montré que la photopériode n'influe pas sur la réponse des stolons aux températures abaissées

L'état actuel de nos recherches ne permet donc pas d'affirmer une intervention nette du jour court dans ce que nous appelons le "complexe automnal".

VII - LOCALISATION DE LA PROPRIETE TRANSMISSIBLE

Nous avons étudié jusqu'à présent les caractères physiologiques du stolon épigé de *Stachys silvatica*, et montré qu'il possède une propriété tout à fait spéciale de croissance horizontale autonome, propriété transmissible par voie végétative. La question se pose donc de savoir dans quelle partie d'un stolon se localise cette propriété.

Depuis 1957, donc pendant plus de 5 années de suite, la méthode des boutures clonales a montré que la propriété se transmet et par la pointe et par les parties basales. En effet, rappelons que les boutures sont effectuées de la façon suivante le bourgeon terminal d'un stolon est isolé avec 2 à 3 noeuds à l'arrière, puis on découpe une section comprenant les 2 à 3 noeuds suivants et ainsi de suite selon la longueur du stolon. On supprime les feuilles et les bourgeons axillaires du noeud le plus bas de chaque section, ce noeud servira à l'enracine-

ment de la bouture. La croissance ultérieure est donc réalisée par le bourgeon terminal dans le cas d'une bouture de pointe, par des bourgeons axillaires dans le cas de boutures de sections de stolons. La propriété transmissible n'est donc pas uniquement une propriété du bourgeon terminal, mais elle se trouve également dans les bourgeons axillaires, ceux-ci, libérés de l'inhibition de développement qui leur est imposée par la pointe, réalisent parfaitement la croissance horizontale. Cette propriété existe donc en n'importe quel point du stolon.

Nous avions déjà souvent observé dans la nature qu'un stolon privé de sa pointe remplace celle-ci dans la même direction horizontale par le développement d'un ou deux bourgeons axillaires sous-jacents.

Il ressort de ceci que la propriété transmissible est une propriété de tout le stolon, propriété qui se manifeste lors de la croissance d'un bourgeon quelconque sur ce stolon.

On peut penser que ce sont les bourgeons seuls qui portent la propriété de croissance autonome, il s'agirait donc d'une propriété des méristèmes en croissance, la propriété se transmettrait fidèlement à la faveur des nombreuses mitoses. En réponse à cette suggestion, nous avons effectué des bouturages soit de bourgeon terminal isolé, soit de bourgeons latéraux isolés.

A :- Bouturage du bourgeon terminal isolé.

La méthode employée consiste à isoler le bourgeon terminal sur 2 à 5 mm de long, l'isolement se faisant par section sous la dernière paire de feuilles encore refermée sur le bourgeon. L'apex n'est pas véritablement isolé, il porte en plus les ébauches des premières paires de feuilles, la dernière paire recouvrant le bourgeon étant en général soit la quatrième, soit la cinquième (voir Fig. 4, 1, p. 86). Cette bouture très petite est placée sur sable, en atmosphère très humide; la culture se fait en jour long, cette photopériode étant la plus favorable à la croissance en général et étant nécessaire pour une croissance horizontale dans le cas de très jeunes stolons. On effectue deux types de boutures : les bourgeons terminaux sont prélevés soit sur de très jeunes stolons (inférieurs à 15 cm), soit sur des stolons plus âgés (allant de 20 à 50 cm, donc ayant jusqu'à 3 mois). Nous avons obtenu les résultats suivants (Tableau XXVIII) :

TABLEAU XXVIII

BOUTURAGE DU BOURGEON TERMINAL ISOLÉ.

Type de stolon étudié	Nbre total de pointes isolées	Croissance dressée	Croissance horizont.	Pertes par dessica tion
Inférieurs à 15 cm	137	71	-	66
Supérieurs à 20 cm	116	58	-	58
Total :	253	129	-	124

Les pertes sont très fortes, mais la totalité des pointes ayant repris donne lieu à une croissance dressée dans les deux cas étudiés. Le bourgeon terminal ne porte donc pas lui même la propriété de croissance autonome (voir Planche V).

B.- Bouturage d un bourgeon latéral isolé.

Les bouturages ont été effectués de la manière suivante : le bourgeon latéral est isolé avec le noeud qui le porte. Ce noeud est obtenu par section dans le milieu de l entre noeud au dessus et dans le milieu de l entre-noeud en dessous (voir Fig. 4, 3, p. 86). Il est indifférent d utiliser les deux bourgeons axillaires à ce noeud ou un seul : la croissance d un bourgeon unique est évidemment plus vigoureuse. Le noeud à l étude conserve soit une seule feuille, soit en général les deux feuilles réduites de moitié pour éviter une trop forte transpiration. La culture se fait soit en sable, soit le plus souvent en plongeant la bouture dans l eau par l entre noeud du bas. Deux séries d expériences ont été entreprises :

a) le bouturage d'un noeud quelconque de stolons de 8 à 50 cm, donc inférieurs à 4 mois,

b) le bouturage d un noeud quelconque de stolons ayant vieilli plus de 8 mois, sous jour long ou même de stolons plus agés (stolons clonaux).

Le tableau XXIX montre les résultats obtenus

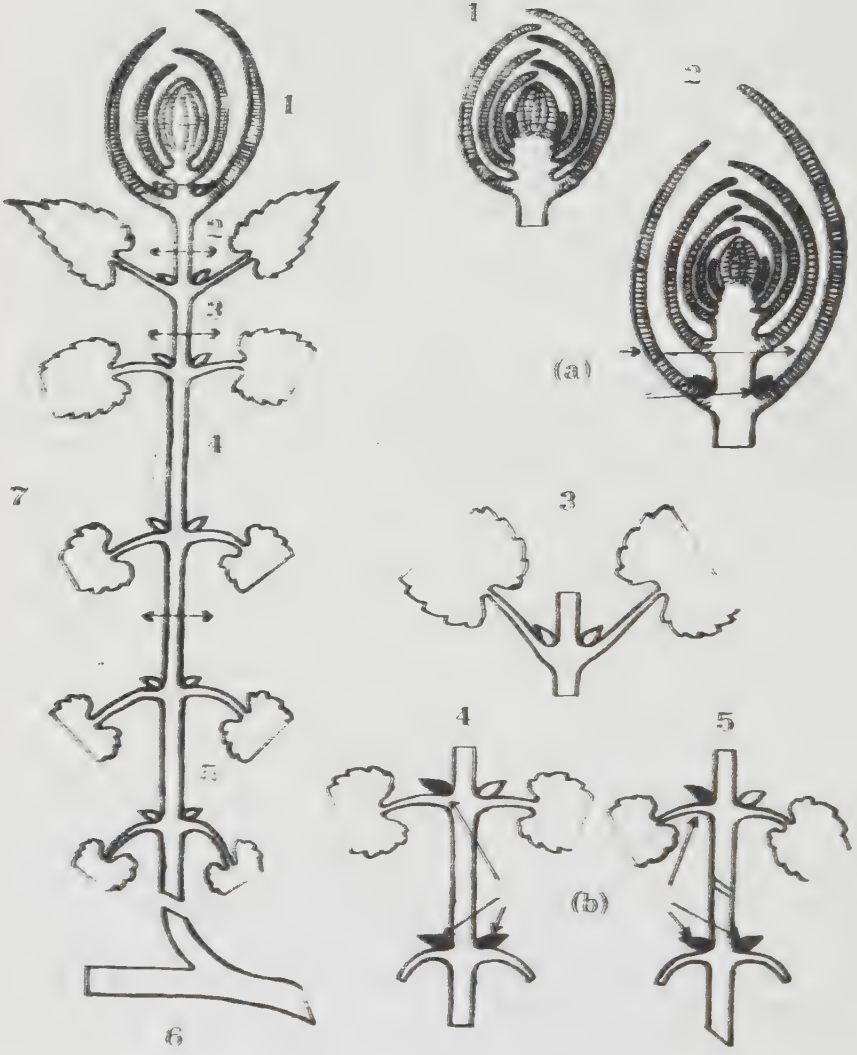


Fig. 4 – Divers types de boutures réalisées sur stolons épigés de *Stachys silvatica* L. en vue de localiser la propriété transmissible.

TABLEAU XXIX

BOUTURAGE D'UN BOURGEON LATÉRAL ISOLÉ.

Type de stolon étudié		Nbre total de noeuds isolés	Croissance dressée	Croissance horizontale puis dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
jeunes	1960	589	520	-	14	55
	1962	199	182	-	1	16
vieux - clonaux		93	25	18	43	7

Dans le cas de stolons jeunes (1960, 1962) mis à part 9 % et 8 % de pertes par non reprise, 97 % et 99 % des croissances sont dressées. Le bourgeon axillaire isolé sur son noeud porteur ne possède donc pas lui-même la propriété de croissance autonome (voir Planche V).

Dans le cas des stolons vieillis, les résultats ne confirment pas cette idée. La croissance le plus souvent horizontale est aussi souvent verticale; le bourgeon axillaire de stolon vieilli, aidé par son seul noeud porteur, posséderait donc, dans une certaine mesure, la proprieté de croissance autonome. Mais dans le cas général des stolons au début de leur développement (stolons de l'année même), nous voyons donc que ni le

---

Légende de la Figure 4.

1. Bouturage du bourgeon terminal isolé : *croissance dressée.*
2. Bouturage du bourgeon terminal avec un noeud porteur de feuilles en épanouissement : *croissance horizontale.*
   (a) Feuilles et bourgeons supprimés.
3. Bouturage du bourgeon latéral isolé : *croissance dressée.*
4. Bouturage de sections de 2 noeuds superposés : *croissance horizontale.*
5. Bouturage et autogreffe dans une section de 2 noeuds superposés : *croissance horizontale.*
   (b) Bourgeons supprimés, feuilles supérieures réduites de moitié.
6. Tige dressée.
7. Stolon initial.

bourgeon terminal ni le bourgeon axillaire ne portent la propriété de croissance autonome il ne s agit donc pas d une propriété des méristèmes en voie de croissance

Mais nous avons vu plus haut la croissan e horizontale persister dans le cas des boutures clonales il faut donc au jeune bourgeon (terminal ou axillaire) un autre organe de la plante ou une masse de tissu suffisante pour lui permettre d exprimer la propriété de croissance autonome

Si dans le cas des boutures clonales deux à trois noeuds à l'arrière représentaient une masse de tissu suffisante il s agit donc de voir quel est le volume minimum nécessaire à ce que nous appelons "l'induction".

Nous étudierons donc le cas du bourgeon terminal ayant à l arrière comme masse dite adjuvante un noeud porteur de feuilles déployées, ensuite le cas du bourgeon axillaire sur son noeud porteur avec un noeud supplémentaire comme partie adjuvante donc inductrice.

C :- Bouturage du bourgeon terminal avec un noeud porteur de feuilles en épanouissement.

Nous utilisons le bourgeon terminal tel que nous l avons défini plus haut en effectuant la section un peu plus bas, laissant ainsi à l arrière du bourgeon un noeud porteur de la paire de feuilles tout juste entre-ouverte (voir Fig. 4, 2, p. 86) De nouveau, deux types de boutures sont réalisées bouturage du noeud terminal soit de stolons inférieurs à 15 cm. soit de stolons allant de 20 à 50 cm. n'ayant pas encore dépassés 3 mois Le tableau XXX donne les résultats obtenus.

Mis à part 15 % de pertes par dessication 98 % des pointes se développent horizontalement en 3 semaines environ (voir Planche V).

La présence à l'arrière d'un noeud ayant porté avant l'expérience des jeunes feuilles en épanouissement et qui s'enracine abondamment pendant l'expérience permet au bourgeon terminal d'exprimer la potentialité de croissance horizontale.

TABLEAU XXX

BOUTURAGE DU BOURGEON TERMINAL AVEC UN NOEUD PORTEUR DE FEUILLES EN ÉPANOUISSEMENT.

Type de stolon étudié	Nbre total de pointes isolées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
inférieurs à 15 cm	50	-	45	5
supérieurs à 20 cm	86	2	69	15
Témoins = pointe isolée	61	34	-	27

D - Bouturage de sections de deux noeuds superposés.

Nous utilisons le bourgeon latéral sur son noeud porteur, tel que nous l avons décrit plus haut, en laissant derrière lui un second noeud. En général ce noeud adjuvant est privé de ses feuilles et de ses bourgeons axillaires (voir Fig. 4, 4, p. 86). La bouture plongée dans l eau par l entre-noeud du bas, s'enracine sur le noeud adjuvant. Le tableau suivant montre les résultats obtenus par bouturage de deux noeuds superposés pris sur des stolons de 8 à 50 cm (Tableau XXXI).

TABLEAU XXXI

BOUTURAGE DE SECTIONS DE DEUX NOEUDS SUPERPOSÉS

Type de bouture	Nombre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
Deux noeuds superposés	281	26	227	28
Témoin = un seul noeud	139	126	1	12

Mis à part 10 % de pertes par dessication, 90 % des croissances réalisées sont horizontales. Nous voyons encore une fois que la présence à l'arrière d'une masse de tissus représentée par un noeud porteur de racines, même défolié et ébourgeonné,

suffit à fournir au bourgeon en expérience l'aide nécessaire pour réaliser la croissance horizontale (voir Planche VI).

En effet, la présence sur le noeud adjuvant des feuilles et des bourgeons ne modifie pas le résultat de l'expérience : la croissance horizontale d'un bourgeon sur le noeud arrière ralentit simplement le développement des bourgeons sur le noeud avant, puis la jeune pousse basale est rapidement inhibée par la ou les pousses supérieures; les feuilles conservées sur le noeud arrière se détruisent rapidement.

On montre également que le noeud adjuvant peut être au-dessus du noeud étudié :

TABLEAU XXXII

BOUTURAGE DE SECTIONS DE 2 NOEUDS SUPERPOSÉS, NOEUD INDUCTEUR EN HAUT.

Nbre de sections en expérience	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
44	2	38	4

Mis à part 9 % de pertes par non reprise, 95 % des croissances sont horizontales.

Un fait important se dégage de ces dernières observations; si l'induction à croissance horizontale peut émaner d'un noeud adjuvant supérieur, il y a donc absence de polarité. Si l'hypothèse d'une action par voie humorale pourra être émise, il sera difficile d'admettre un mécanisme auxinique dont on connaît la direction nettement polarisée.

On montre également qu'un entre-noeud très long à l'arrière d'un noeud isolé porteur du bourgeon à l'étude (totalité de l'entre-noeud entre le noeud 1 et le noeud 2), ne remplace pas l'effet favorable d'un noeud adjuvant, même si celui-ci est limité à la présence d'un noeud totalement dépourvu d'entre-noeud, et ne porte donc aucune tige derrière lui (Tableau XXXIII).

Toutes les croissances en l'absence de noeud adjuvant sont dressées; la présence aussi minime soit-elle de noeud à l'arrière de la bouture permet dans tous les cas l'expression de la propriété de croissance autonome.

TABLEAU XXXIII

BOUTURAGE DE SECTIONS DE TAILLE VARIABLE.

Type de bouture réalisée	Nombre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
Entre-noeud de 6 cm environ	50	42	-	8
Entre noeud de 12 cm environ	30	27	-	3
Noeud adjuvant limité = témoin	48	1	42	5

E - ROLE DE L'ENRACINEMENT DU NOEUD ADJUVANT.

Dans toutes les expériences décrites ci dessus nous avons observé la formation abondante de racines sur le noeud arrière adjuvant L enracinement de la bouture joue t il un rôle dans la réalisation de la tendance à la croissance horizontale ? Pour répondre à cette question nous avons réalisé une série d'expériences d ablation des racines en voie de formation sur le noeud inducteur Les premières racines apparaissent deux jours après le bouturage et sont immédiatement supprimées l ablation se poursuit tous les deux jours pendant 15 jours environ; à ce moment la croissance du bourgeon axillaire est suffisamment avancée pour conclure l expérience Les résultats obtenus en 1960, 1961 et 1962 sont les suivants (Tableau XXXIV)

TABLEAU XXXIV

ABLATION DE RACINES SUR LE NOEUD ARRIÉRÉ ADJUVANT.

Type d'expérience	Nbre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
Privés de racines	262	201	28	33
Témoins = porteurs de racines	112	7	99	6

Mis à part 13 % de pertes par dessiccation 88 % des croissances obtenues sont dressées dans le cas des sections privées de racines alors que les témoins montrent la croissance que nous attendions d'après les résultats obtenus plus haut L'ablation des racines sur le deuxième noeud (noeud adjuvant ou inducteur) est donc défavorable à la manifestation de la propriété plagiotrope Le développement de racines à partir du moment où l'ablation cesse (15ème jour environ) ne modifie pas les résultats de l'expérience L'action des racines est donc en jeu dès les premiers jours du développement du bourgeon axillaire On peut même cesser l'ablation après 10 jours sans influencer les jeunes pousses dressées en croissance

La précocité de l'intervention des racines se montre également par l'expérience suivante l'ablation des racines est faite plus tardivement après 8 jours environ La bouture porte alors quatre à cinq petites racines, les bourgeons axillaires ont déjà commencé à se développer On enlève les racines existantes et les nouvelles racines se développant après deux jours, ceci pendant 8 jours environ Sur 83 plantes opérées, nous obtenons alors 74 croissances horizontales, 2 croissances dressées et 7 pertes par dessiccation 97 % des boutures ayant survécu réalisent donc la croissance horizontale L'induction émanant de l'ensemble noeud et racines joue donc un rôle dans les premières phases de l'évolution du bourgeon axillaire.

Le rôle important joué par l'enracinement des boutures ressort encore d'un autre type d'expériences Dans le cas de boutures clonales on utilise souvent des sections de trois à quatre noeuds, le noeud supérieur portant bourgeons et feuilles les noeuds à l'arrière étant privés de bourgeons et de feuilles. Qu'advient il si cette bouture est également privée des racines en voie de formation ? Nous réalisons donc une série de boutures de sections de trois à cinq noeuds l'ablation des racines est faite après deux jours, puis tous les deux jours, pendant deux semaines environ. Le tableau XXXV donne les résultats obtenus.

Dans les deux premiers cas les pertes sont peu abondantes (5 % et 4 %), elles sont un peu plus fortes dans le troisième cas (19 %), mais dans les trois cas la croissance des axillaires est dressée (83 %, 89 % et 95 %). Une masse volumineuse de tissu présente à l'arrière ne joue donc pas grand rôle, en particulier

TABLEAU XXXV

ABLATION DE RACINES SUR SECTIONS DE NOEUDS MULTIPLES.

Type d'expérience	Nbre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
Un noeud + 2 noeuds supplémentaires	92	72	15	5
Un noeud + 3 noeuds supplémentaires	55	47	6	2
Un noeud + 4 noeuds supplémentaires	26	20	1	5

pour des stolons encore jeunes l importance fondamentale est celle de la présence de racines sur un noeud adjuvant dans les premières phases du développement d'un bourgeon.

Le cas des stolons vieillis en conditions climatisées de jour long, où le bourgeon latéral est dans une certaine mesure capable de porter seul la tendance à la croissance horizontale, est défavorable à l'idée d une exigence de la présence d'un noeud adjuvant à l'arrière. Mais on peut penser qu'il s'agit là d'une propriété spéciale de stolon vieilli comme nous en avons déjà montré à plusieurs reprises. Le renforcement de la tendance à la croissance horizontale autonome avec l'âge des stolons se manifesterait éventuellement par une propriété nouvelle des tissus voisins du méristème.

Le role exact des racines n a pu etre déterminé, s'agit-il d un apport nutritif plus abondant réalisé par les jeunes racines fonctionnant à la base de la bouture ? S'agit-il au contraire d'une action des racines dans une croissance sous action corrélative exercée par un autre organe ?

En effet, de telles actions ont été décrites par Von GUTTENBERG et MULLER (1956) dans l'analyse d un cas de plagiotropisme. Chez *Coleus hybridus* le plagiotropisme des branches latérales est caractérisé par une anisophyllie latérale qui est due à l'inhibition corrélative des faces adaxiales des rameaux latéraux (phénomène démontré déjà par DOSTAL, 1909 et 1911). Cette inhibition ne se manifeste qu'en présence de racines ou de feuilles adultes (démonstration par bouturage de noeuds isolés de branches latérales) : l'inhibition est capable de traverser des zones

de greffes. Von GUTTENBERG pense être en présence d'un facteur inhibiteur qui serait l'inhibiteur de corrélations de SNOW. On sait, depuis les travaux de LIBBERT (1954 et 1955), que l'action de cet inhibiteur est liée à la participation d'un facteur venant des racines. Nous avons cité plus haut l'hypothèse émise par SNOW qui pense que plagiotropisme et inhibition corrélative sont étroitement liés parce qu'ils sont deux effets alternatifs d'une même cause.

Une hypothèse analogue pourrait donc être formulée dans le cas des stolons de *Stachys silvatica* bien que les expériences telles que nous les avons réalisées, ne permettent ni de confirmer, ni d'infirmer l'idée d'une action de l'inhibiteur de corrélations.

Mais il est clair que les résultats ci-dessus peuvent s'interpréter comme des actions corrélatives entre organes. Le méristème d'un bourgeon est indifférent par lui-même et suit, au moment de la croissance, la tendance normale de pousser en tige dressée. Si, au moment de son évolution, il subit l'action corrélative d'un tissu préexistant, ce bourgeon se laisse induire à un autre type de croissance et étant induit, il poursuit sans se laisser influencer la croissance horizontale.

Il n'est pas nouveau de rencontrer des croissances sous corrélation chez *Stachys silvatica*. Nous avons montré plus haut

1) que la croissance horizontale d'un stolon hypogé ne se réalise qu'en présence de la tige mère ou d'un talon suffisantde celle ci (voir II p. 53 où les trois à quatre noeuds basilaires de la tige dressée maintiennent le stolon hypogé horizontal).

2) que des stolons épigés courts (inférieurs à 15 cm) peuvent être protégés du jour court (qui les redresse), par l'action corrélative d'une partie de la tige principale (voir II p. 63 où les quatre à cinq noeuds basilaires de la tige dressée maintiennent le stolon horizontal).

Dans les deux cas il s'agit d'une masse de tissu préexistant (noeuds et entre-noeuds). Nous venons de montrer que dans le cas de la naissance d'un stolon il en est de même : le méristème en croissance a besoin dès les premières phases de son développement d'un inducteur (masse de tissu nodal et racines), pour réaliser la croissance plagiotrope.

Nous avons alors cherché à vérifier cette interprétation expérimentalement. Une action corrélative est une action à distance.

émise par un organe et transmise à d'autres zones de croissance. Cette action doit se transmettre à travers des zones de greffes.

F - Expériences de greffes.

La réalisation de greffes présente certaines difficultés, la soudure des blessures chez les *Labiées*, plantes à tiges creuses, étant délicate et lente à s'établir. Nous avons donc réalisé une première série de greffes dites *autogreffes* puis des greffes dites croisées ou *hétérogreffes*.

a) *Autogreffes*

Dans cette expérience nous utilisons des sections de deux noeuds superposés dans lesquelles le noeud supérieur porte des feuilles et des bourgeons (ou des demi feuilles), le noeud inférieur étant privé de feuilles et en général de bourgeons. On effectue une coupure en biais dans le milieu de l'entre noeud, les deux parties étant regreffées immédiatement sur elles-mêmes (voir Fig 4, 5, p. 86). La zone blessée est protégée de la dessiccation par une couche de pommade aux silicones. La bouture est plongée dans l'eau par l'entre noeud de base. Les sections ont été prélevées sur des stolons jeunes (d'âge inférieur à 8 mois). Le début de soudure des bords de la blessure se situe 8 jours après la section, après 3 semaines la soudure est totale, une épaisse couche cellulaire s'est formée entre les 2 lèvres. On peut alors supprimer les liens entourant la zone de greffe.

Nous utilisons deux types de témoins, des sections de deux noeuds superposés intactes, et des sections d'un noeud isolé. Les résultats obtenus sont indiqués au Tableau XXXVI.

TABLEAU XXXVI

BOUTURAGE D'AUTOGREFFES.

Type d expérience	Nbre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
Autogreffes	49	5	32	12
Témoins = 2 noeuds superposés	25	1	22	2
Témoins = 1 noeud isolé	26	22	...	4

Les pertes par non soudure ou non reprise des boutures sont encore importantes (24,5 %), mais 86,5 % des greffes réussies montrent la croissance horizontale du bourgeon axillaire étudié La croissance des bourgeons témoins est conforme aux résultats obtenus plus haut, croissance dressée dans le cas d'un noeud isolé, croissance horizontale en présence d'un noeud adjuvant (voir Planche VI).

L'induction émanant du noeud adjuvant traverse donc bien une zone de greffe Cette propriété est-elle maintenue dans le cas où les tissus mis en présence sont hétérogènes ?

b) *Greffes croisées ou hétérogreffes.*

Nous avons montré plus haut que la propriété de croissance horizontale transmissible est une propriété de tout le stolon Il doit donc être possible d'utiliser comme noeud inducteur un noeud quelconque pris sur un stolon et de le mettre en liaison avec un autre noeud du même stolon Il semble peu probable que l'induction ne soit transmise qu'à partir du noeud immédiatement inférieur ou supérieur Nous avons donc effectué des greffes dites croisées Sur un stolon jeune (donc inférieur à 8 mois), nous isolons des noeuds de l'extrémité terminale du stolon, nous isolons également des noeuds dans la partie basale du stolon Ces noeuds sont isolés par coupure en biais dans le milieu de l entre-noeud un noeud de pointe est alors accolé par cette surface de blessure sur un noeud de base et inversement Les greffes sont également protégées de la dessication et bouturées dans l'eau Les témoins sont les mêmes que dans l'expérience précédente (Tableau XXXVII).

TABLEAU XXXVII

BOUTURAGE D'HETEROGREFFES.

Nombre total de sections étudiées	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessication
22	3	14	5

Les résultats obtenus montrent encore une fois des pertes importantes (23 %) mais 82 % des croissances axillaires obtenues après soudure sont horizontales. Dans ce cas également l'induction traverse une zone de greffe, l'expérience montre que toutes les parties d'un stolon sont capables de jouer le rôle d'inducteur.

G - Problème du gradient.

Nous venons de voir que tous les noeuds le long d'un stolon ont la même action en tant que noeud adjuvant ou inducteur de la croissance horizontale. Nous pensons donc que l'évolution physiologique est identique dans toute la longueur du stolon. La similitude des propriétés des différents tissus nodaux et d'entre-noeuds existe aussi pour les bourgeons axillaires à ces noeuds. On montre par bouturage sérié de tous les noeuds pris isolés sur un même stolon qu'ils ont des propriétés semblables.

Les différents noeuds d'un stolon jeune sont isolés et bouturés séparément de la pointe vers la base du stolon (maximum 9 noeuds pour des stolons de 8 à 40 cm). Voici les résultats obtenus (Tableau XXXVIII)

TABLEAU XXXVIII

BOUTURAGE SÉRIÉ DES NOEUDS ISOLÉS LE LONG D UN STOLON

Position des noeuds de la pointe vers la base du stolon	Nbre total de noeuds étudiés	Croissance dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
Noeud 1	173	154	...	19
" 2	123	111	2	10
" 3	92	91	...	1
" 4	49	41	1	7
" 5	54	44	2	8
" 6	39	39		
" 7	25	21	...	4
" 8	12	11	...	1
" 9	12	8	...	4
Total :	579	520	5	54

Mis à part 9 % de pertes par non soudure des blessures la totalité des axillaires se développe en pousses dressées. Tous les bourgeons se comportent donc de façon analogue ils sont incapables de transmettre par eux mêmes la propriété de croissance horizontale mais ont besoin de l induction par un tissu déjà adulte, la propriété des tissus étant la même dans tout le stolon.

Nous faisons donc l'hypothèse d'une substance de corrélation, accumulée dans la tige ou s'y élaborant au fur et à mesure sous l'influence des racines.

Si cette substance existe, on cherchera à la mettre en évidence par extraction.

H. Recherche d un agent chimique de corrélation.

1. - *Techniques utilisées.*

a) *Broyage des tissus dans l'eau*

Les tissus sont finement découpés puis broyés dans de l'eau distillée en présence de sable de SiO^2 A la température ambiante le broyat est ensuite filtré lavé, le filtre lavé également les eaux de filtrage et de lavage réunies constituent l'extrait

b) *Broyage des tissus dans l'eau à froid*

Les tissus sont broyés dans l'eau distillée ou dans du tampon pH 6 dans un broyeur mécanique, à 0°. La méthode ultérieure est la même qu'en a), toutes les opérations se faisant à 0°

c) *Extraction à l'éther*

Les tissus sont finement découpés puis plongés dans l'éther (non peroxydé) et conservés 12 h à 2 à l'obscurité L éther est ensuite décanté, évaporé à sec, le résidu est repris par du tampon pH 6 et constitue l'extrait

d) *Broyage après lyophilisation et extraction à l'eau*

Les tissus sont lyophilisés pendant 2 jours Ils sont ensuite réduits en poudre en présence de sable de SiO^2 Cette poudre est extraite pendant 12 h à 2 par du tampon pH 6 L extrait est filtré, lavé, le filtre lavé également les eaux de filtrage et de lavage réunies constituent l'extrait Toutes les opérations se font à +2°.

e) *Ebullition directe dans l'eau.*

Nous avons utilisé la méthode d'UMRATH (1927) d'extraction de la substance d'excitation des Sensitives, à savoir une simple ébullition des tissus pendant 10 min dans l'eau ordinaire (20 30 ml environ). Après décantation le liquide obtenu constitue l'extrait.

Ces deux dernières méthodes uniquement nous ont donné des résultats positifs.

2.- *Test employé.*

L'extrait est utilisé soit brut, soit dilué de moitié. On place sur l extrait des noeuds isolés portant soit un, soit deux bourgeons et en général les deux feuilles réduites de moitié. Ces noeuds tests plongent dans l'extrait par l'entre noeud sous jacent On compare la croissance des axillaires de ces noeuds à celle des axillaires de noeuds témoins placés dans de l'eau ou dans la solution tampon pH 6 (tampon phosphate selon SÖRENSEN).

Nous utilisons comme noeuds tests, des noeuds isolés sur des stolons de l'automne de l'année précédente, et conservés en chambre climatisée pendant l'hiver.

Les tissus à extraire ont été prélevés sur des stolons en culture en chambre climatisée depuis plus d un an ou même davantage En effet nous disposons en grande quantité de stolons de ce type et leur utilisation nous permet d'avoir un matériel uniforme pendant toute l'année.

Nous avons extrait séparément noeuds entre noeuds et feuilles.

Les noeuds sont coupés immédiatement au dessus et au dessous du renflement formé par les pétioles foliaires et les bourgeons à l aisselle de ces feuilles Les bourgeons eux même sont supprimés Les entre noeuds sont utilisés sur toute la longueur séparant deux noeuds tels qu ils sont définis plus haut On utilise uniquement les jeunes feuilles le pétiole est totalement supprimé.

3.- *Résultats obtenus*

Les expériences décrites ci-dessous et dont les résultats sont groupés dans le Tableau XXXIX ont été réalisées chaque fois avec environ 20 noeuds (ce qui représente en moyenne 1 g de poids frais) et les 20 entre-noeuds (poids frais moyen 3 g environ).

La croissance dressée des bourgeons axillaires de noeuds isolés de stolons jeunes, cultivés dans l'eau, est conforme aux résultats obtenus plus haut mis à part 13 % de pertes par non enracinement, 93 % des croissances sont dressées La croissance

TABLEAU XXXIX

RESULTATS OBTENUS PAR EXTRACTION DE TISSUS DE STOLONS ÉPIGÉS DE *STACHYS SILVATICA* L.

Extrait		Test		Nbre total de noeuds isolés en expérience	Croissance dressée	Croissance horizontale puis dressée	Croissance horizontale	Pertes par dessiccation
Technique utilisée	Type de stolon utilisé	Type de stolon utilisé	Date					
N o e u d s								
Lyo	clonal	épigé oct. 61	7-11-61	15	3	-	11	1
"	"	" oct. 61	16-11-61	24	2	-	16	6
Broyé 0°	"	" oct. 61	8- 1-62	21	11	-	10	-
Lyo	"	métamorph. 61	27- 1-62	16	2	-	8	6
"	"	épigé oct. 61	17- 2-62	28	3	-	20	5
"	"	" oct. 61	27- 2-62	28	7	-	15	6
"	"	" oct. 61	3- 3-62	28	12	-	6	10
Ebull. dir.	"	" oct. 61	26- 3-62	20	5	7	7	1
Lyo	serre	métamorph. 61	5- 4-62	21	1	13	5	2
Ebull. dir.	clonal	épigé oct. 61	16- 5-62	24	8	5	8	3
Lyo	serre	" oct. 61	23- 5-62	28	4	3	19	2
"	clonal	serre 62	24- 5-62	30	9	6	12	3
				283	67	34	137	45
E n t r e - n o e u d s								
Lyo	clonal	épigé oct. 61	16-11-61	13	7	-	1	5
Broyé 0°	"	" oct. 61	8- 1-62	14	10	-	-	4
Lyo	"	métamorph. 61	27- 1-62	11	9	-	-	2
Lyo	"	épigé oct. 61	17- 2-62	25	14	-	8	3
"	"	" oct. 61	27- 2-62	27	22	-	5	-
"	"	" oct. 61	3- 3-62	27	22	-	2	3
Ebull. dir.	"	" oct. 61	26- 3-62	20	3	9	7	1
Lyo	serre	métamorph. 61	5- 4-62	20	9	7	4	-
Ebull. dir.	clonal	épigé oct. 61	16- 5-62	20	7	6	3	4
Lyo	serre	" oct. 61	23- 5-62	27	17	5	4	1
"	clonal	serre 62	24- 5-62	24	14	2	5	3
				228	134	29	39	26

Feuilles									
Lyo	clonal	métamorph. 61	27- 1-62	10	4	-	2	4
"	"	épigé oct. 61	17- 2-62	15	9	-	1	5
"	"	" oct. 61	27- 2-62	12	11	-	1	
"	"	" oct. 61	3- 3-62	20	16	-	3	1
				57	40	-	7	10
Eau									
		épigé oct. 61	16-11-61	8	8	-	-	-
		" oct. 61	8- 1-62	9	7	-	1	1
	jeunes	" oct. 61	27- 1-62	10	7	-	-	3
		" oct. 61	17- 2-62	13	11	-	-	2
		" oct. 61	28- 3-62	23	18	-	3	2
				63	51	-	4	8
		clonal	27- 2-62	13	5	-	7	1
		"	3- 3-62	12	1	1	8	2
	vieux	"	5- 4-62	21	2	1	15	3
		"	16- 5-62	12	5	6	1	6
		"	23- 5-62	20	10	5	4	1
		"	24- 5-62	15	2	5	8	-
				93	25	18	43	7
Extraction éthérée de noeuds									
	clonal	épigé oct. 61	4-10-61	12	11	-	-	1
	"	" oct. 61	20-10-61	24	20	-	2	2
				36	31	-	2	3

Note : Lyo = lyophilisation; Ebull. = ébullition directe dans l'eau; épigé oct. 61 = stolon d'automne 1961 conservé en chambre climatisée en jour long; clonal = stolon épigé en culture en chambre climatisée depuis un an ou plus; métamorph. 61 = stolon hypogé métamorphosé en 1961 et cultivé depuis en chambre climatisée en jour long. Les correspondances selon les dates sont des expériences réalisées le même jour donc des témoins directs.

des bourgeons axillaires de noeuds isolés de stolons vieillis est souvent horizontale. Nous chercherons plus loin à expliquer ce comportement.

Les noeuds isolés cultivés sur des extraits de feuilles produisent des bourgeons axillaires dressés : mis à part les pertes de 17,5 %, 85 % des croissances sont dressées.

Les axillaires des noeuds isolés cultivés sur des extraits d'entre-noeuds sont en majorité dressés : 11 % de non reprises, 20 % de croissances horizontales, 66 % de croissances dressées.

Dans le cas des cultures sur des extraits de noeuds, nous observons, mis à part les pertes de 16 %, une croissance plus souvent horizontale des axillaires (58 %) (Voir Planche VI).

Il apparaît donc qu'il est possible, dans certaines conditions, de mettre en évidence, par extraction aqueuse une action chimique favorisant beaucoup la croissance horizontale de bourgeons qui ne possèdent pas cette propriété par eux-mêmes.

Cette "substance stolonisante" est obtenue en particulier à partir des noeuds de stolons vieillis. La croissance en majorité dressée des axillaires en culture sur des extraits d'entre-noeuds montre que cette substance n'y serait présente qu'en très faible quantité, elle serait totalement absente dans les feuilles.

VIII - INTERPRETATION GENERALE DU CAS *STACHYS SILVATICA* L.

L'étude des résultats exposés dans ce travail permet d'en dégager une propriété fondamentale : c'est celle d'une action corrélative qui favorise la croissance horizontale de certains rameaux latéraux.

Chez *Stachys silvatica*, après une croissance sous corrélation dans son jeune âge, et à certains moments de son évolution, le stolon se libère totalement de toute influence aussi bien du milieu externe que de la plante mère, et présente une autonomie absolue de croissance horizontale.

Les stolons de *Stachys silvatica* ne sont aucunement liés à la présence d'une inflorescence.

Une action émanant de la partie stérile de la tige dressée et favorisant la croissance horizontale se manifeste dans des cas très nets :

a) les stolons hypogés exigent pour maintenir leur croissance horizontale la présence des trois à quatre noeuds de la base de la tige dressée (voir Chap. II).

b) les stolons épigés jeunes exigent pour résister au jour court qui les redresse les quatre à cinq noeuds de la base de la tige dressée (voir Chap. II).

c) les stolons automnaux courts et longs résistent plus long temps aux conditions défavorables du début de l'hiver (croissance horizontale prolongée de 15 jours à 1 mois), si la liaison subsiste avec une plante dressée encore saine (voir Chap. VI) la précocité du redressement des stolons en liaison avec une plante dressée entrant en pourriture).

Des applications d acide indol acétique n ont pas été capables de remplacer dans leur action corrélative ces diverses parties de tige dressée A la différence d *Ajuga reptans* où l acide indol acétique remplace l action favorable de l'inflorescence on est amené à penser que chez *Stachys silvatica* d'autres substances sont les vecteurs de la corrélation.

Devant ces cas absolument nets de corrélations nous sommes amenée à étendre cette idée aux rapports que nous avons mis en évidence entre les différentes parties d un stolon (action de la région nodale voisine sur un jeune bourgeon en développement) Cette action corrélative a été démontrée à plusieurs reprises (voir Chap. VII)

a) la croissance des bourgeons axillaires isolés sur leur noeud porteur est dressée dans le cas de jeunes stolons (d'age inférieur à 8 mois). Si l on compare à cette croissance celle des bourgeons axillaires sur des sections de deux noeuds superposés (cette croissance est horizontale) on montre qu'une induction est exercée par le deuxième noeud jouant le rôle d'adjuvant.

b) l'induction de croissance horizontale exercée par ce deuxième noeud traverse des zones de greffes il s'agit donc bien d'une action par corrélation à la faveur d une substance se déplaçant dans les organes.

c) il a été possible, à plusieurs reprises, d'extraire cette substance et d'induire par cet extrait la croissance horizontale des bourgeons axillaires d'un noeud isolé. Le résultat négatif obtenu par extraction éthérée est en faveur de l'idée émise ci-dessus de la nature non auxinique de la substance stolonisante (non auxinique s'entend dans le sens de non identité à l'acide indol-acétique et aux substances naturelles voisines).

Nous pensons donc que les méristèmes des stolons ne portent pas en eux-mêmes le pouvoir de croissance horizontale et n'ont par conséquent pas de propriétés différentes de ceux des parties dressées de la plante. Leur croissance horizontale est induite dès les premières phases du développement par les organes voisins adjuvants. Ces organes sont surtout représentés par des noeuds, une importance particulière étant réservée à l'enracinement de ces noeuds. (La présence obligatoire de racines dans des phénomènes de corrélation a été signalée à diverses reprises par différents auteurs, voir Chap. VII et aussi DOSTAL 1956).

Avec l'allongement du stolon la puissance de croissance horizontale augmente, on pense donc qu'au fur et à mesure de la croissance horizontale une substance inductrice s'accumule, augmentant ainsi le pouvoir inducteur des organes. Ceci explique les cas de croissance horizontale obtenus par bouturage de noeuds isolés de stolons vieillis, où la présence d'un noeud adjuvant n'est plus nécessaire. Les tissus avoisinant le bourgeon sont en quelque sorte envahis par la substance stolonisante. Le vieillissement des stolons en culture, renforçateur de la tendance horizontale, consisterait en ce que les stolons se trouvent submergés sous l'accumulation de substance stolonisante.

Il est à noter que dans la tige dressée de *Stachys silvatica* le pouvoir stolonisant est localisé vers la base de la tige (ce qui correspond à la position habituelle des stolons dans la nature) : on rappellera le petit nombre des noeuds qui sont nécessaires à la base d'une tige dressée pour agir sur les stolons hypogés et les stolons épigés jeunes en jour court (Chap. II).

Dans le stolon épigé, au contraire, la propriété favorable aux stolons est égale dans toute la longueur du stolon : on le montre par l'absence de gradient le long de ce stolon, et également par la similitude d'action de tous les noeuds d'un même stolon, quand ils sont utilisés comme noeuds adjuvants ou inducteurs dans les expériences de greffes (voir Chap. VII).

Alors que dans la tige dressée de *Stachys silvatica* l'action stolonisante se trouve localisée vers la base de la tige, le stolon lui-même se laisse envahir complètement par la substance stolonisante, d'où il résulte pour lui le phénomène observé d'auto-corrélation. Ce phénomène a pour résultat les croissances autonomes observées pendant cinq ans.

Cette apparence d'hérédité (en transmission végétative et non pas sexuelle, bien entendu), s'explique donc par une auto-corrélation selon le mécanisme suivant :

1) la pointe d'un stolon épigé en croissance provoque la charge en substance stolonisante du premier noeud à feuilles en déploiement. la cause de cette charge (particulière au stolon épigé) est inconnue, mais le fait est prouvé par l'existence du pouvoir inducteur de ce premier noeud hors-bourgeon.

2) le premier noeud, une fois chargé, détermine à son tour la pointe méristématique à poursuivre sa croissance en stolon.

3) la croissance se prolongeant, un nouveau noeud sort du bourgeon et se trouve chargé et ainsi de suite. C'est un phénomène auto-répétitif.

7. R E S U M E

Les causes profondes de la croissance plagiotropique de certaines parties des plantes, et en particulier des rameaux latéraux, sont encore peu connues. On sait que la pesanteur joue le rôle décisif dans ces types de croissance. Mais des causes internes sont en jeu qui permettent justement à l'organe de répondre de cette façon à l'excitation de la pesanteur.

Nous avons analysé le cas particulier de quelques plantes à stolons horizontaux, en nous demandant si le caractère plagiotropique du stolon est imposé par une action corrélative émanant du reste de la plante ou si cette propriété appartient en propre au stolon et peut se transmettre par bouturage (fait connu depuis longtemps dans certains cas exceptionnels, le cas du rameau latéral d'*Araucaria excelsa* R. Br.). Voici les résultats nouveaux apportés par nos expériences.

1 - La croissance horizontale du stolon d'*Ajuga reptans* L. est liée étroitement à la présence d'une inflorescence en voie d'évolution (redressement immédiat du stolon après décapitation, même très précoce, ou après plâtrage de l'inflorescence ou encore après bouturage du stolon lui-même).

Il a été possible de substituer l'acide indol-acétique à l'inflorescence et de maintenir ainsi le stolon dans la croissance horizontale.

2 - Chez *Epilobium hirsutum* L. la croissance horizontale du stolon est également soumise à l'action corrélative émanant de la tige principale. Des cas de croissance horizontale prolongée après bouturage, de durées variables (6 semaines à 2 ans), ont été observées pendant certaines années seulement. Ces cas évidents de transmission autonome sont trop irréguliers dans leur apparition pour autoriser des conclusions.

3 - Dans le genre *Mentha* (étude de *Mentha rotundifolia* (L.) Huds. et surtout de *Mentha aquatica* L.) le stolon est induit

horizontalement par action corrélative de la plante mère Mais le redressement des stolons après bouturage est retardé dans certains cas ces retards sont en relation directe avec la taille des stolons (longueurs atteintes et non age du stolon) on observe ainsi des retards de trois mois pour des stolons de 70 cm Il y a donc une certaine tendance propre du stolon au moins âgé à poursuivre sa croissance horizontale malgré l'absence de la plante mère inductrice

4 Chez *Stachys silvatica* L., qui porte des stolons hypogés et des stolons épigés les deux types de stolons subissent une action corrélative émanant de la plante mère

Dans le cas du stolon hypogé la corrélation est impérative (redressement en toutes conditions après bouturage) L origine de la corrélation n'est pas dans l'inflorescence comme chez *Ajuga* mais dans l'ensemble des trois ou quatre noeuds et entre-noeuds les plus inférieurs de la tige dressée.

5 Dans le cas du stolon épigé qui présente simultanément des phénomènes de corrélation et des phénomènes de conditionnement autonome, la démonstration de l action corrélative ne peut se faire qu en jour court (8 h) Le stolon épigé en jour court ne demeure horizontal au moins pendant son jeune age (moins de 15 cm), que s il subit l action corrélative de l ensemble des quatre à cinq noeuds et entre noeuds les plus inférieurs de la tige dressée.

6 - Par contre, en jour long (16 h), le stolon épigé de *Stachys silvatica* poursuit horizontalement sa croissance en l absence de la plante mère Cette croissance autonome après bouturage s'est prolongée dans nos expériences pendant plus de cinq ans

7 - Le stolon épigé plus âgé (plus de 15 cm) devient autonome même en jour court Cette croissance horizontale est toutefois interrompue par le froid (4 pendant 15 jours) Après 9 mois de vie autonome, l'exigence de froid pour le redressement devient considérable (plusieurs mois de basses températures) L'autonomie est donc de plus en plus marquée au fur et à mesure du vieillissement

8 - Dans les conditions naturelles, le redressement du stolon épigé est soit décidé, soit réalisé dès l'automne (action semble

t il prépondérante du froid) sans que le vieillissement vu dans les expériences précédentes, ait eu le temps de se réaliser

9 Le stolon hypogé en liaison avec la plante mère et subissant l action de la lumière, peut se métamorphoser en stolon épigé Ce type de stolon subit un vieillissement analogue à celui du stolon épigé naturel 9 mois après le bouturage sa croissance horizontale autonome devient très résistante au froid

10 On s est demandé si les actions de jour court et de jour long expriment des sensibilités spécifiques soit au jour court soit au jour long Des expériences d ablation des toutes jeunes feuilles (qui perçoivent la photopériode), ont démontré

a) que le redressement de l épigé naturel de moins de 15 cm est la conséquence d une perception du jour court inversement la croissance horizontale de l épigé naturel de moins de 15 cm en jour long apparaît comme une manifestation d autonomie, possible grâce à l absence de jour court

b) que la croissance horizontale en jour long de l épigé issu de métamorphose est au contraire la conséquence d une perception du jour long Après quelques mois, l épigé naturel et l épigé issu de métamorphose, manifestent les memes propriétés physiologiques.

11 - La propriété de croissance horizontale n appartient pas en propre au méristème de stolon épigé Car celui ci n est capable de réaliser la croissance horizontale que lorsqu il est en liaison, soit directement, soit par greffe, avec une masse suffisante de tissu.

Cette masse est représentée par un noeud, une importance particulière étant réservée à l enracinement de ce noeud (voir croissance dressée des axillaires de noeuds isolés, mais croissance horizontale de ceux des sections de deux noeuds, dont le second en liaison soit naturelle, soit par greffe, avec le premier, joue le rôle d inducteur).

12 L action corrélative émanant du noeud inducteur est de nature chimique, car l extrait aqueux de ce noeud exerce une action nettement favorable sur la croissance horizontale des axillaires de noeuds isolés.

13 Les expériences décrites ci dessus conduisent à une hypothèse d auto induction de la propriété stolon (production par le stolon lui même d'une substance favorable à la croissance stolon, et dont on a démontré la présence dans tous les noeuds, même presque terminaux, du stolon épigé) Le vieillissement du stolon est interprété comme un enrichissement croissant en cette substance active, favorable à la croissance horizontale

B I B L I O G R A P H I E

ARNDT C.H. 1929 Configuration and some effects of light and gravity on *Coffea arabica* L. *Am. J. Bot.* **16**, 173.

BALL N.G. 1953 The effects of certain growth regulating substances on the rhizomes of *Aegopodium podagraria*. *J. Exp. Bot.* **4**, 349.

BENNET CLARCK T.A. and BALL N.G. 1951 The diageotropic behaviour of rhizomes. *J. Exp Bot.* **2**, 169.

BOOTH A. 1959 Some factors concerned in the growth of stolons in potato. *J. Linn. Soc. London.* **LVI**, 166.

BOYSEN JENSEN P. 1936 Die Bedeutung der Wuchsstoffe für die Pflanzen produktion. *Z. Pflanzenernähr.* **43**, 142.

BRIQUET J. 1891 Les Labiées des Alpes Maritimes. Genève et Bâle.

BRIQUET J. 1896 Modifications produites par la lumière dans le géo tropisme des stolons de *Mentha*. *Arch. de Phys. et Hist. Nat. Genève* 4e période **I**, 273.

BRIQUET J 1897 Labiées dans ENGLER PRANTL Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV Teil, **3 a**, 263.

BÜNNING E. 1939 Die Physiologie des Wachstums und der Bewegung. Berlin.

BÜNNING E. 1949 - Entwicklungs und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin Heidelberg (Springer Verlag).

BÜNNING E. und GLATZLE D. 1948 Über die geotropische Erregung. *Planta* **36**, 199.

BÜNNING E., HAAG L. und TIMMERMANN G. 1949 Weitere Untersuchungen uber die formative Wirkung des Lichts und mechanischer Reize auf Pflanzen. *Planta* **36**, 178.

BÜNNING E. und LEMPPENAU Ch. 1954 Über die Wirkung mechanischer und photischer Reize auf die Gewebe und Organbildung von *Mimosa pudica*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **67**, 10.

CAJLACHJAN M.H. 1936 On the mechanism of photoperiodic reaction. *Compt. Rend. Ac. Sci. URSS.* **1**, 89 et **3**, 442.

CHAILLOT. 1912 Sur la biologie et l anatomie des Labiées à stolons souterrains. *C.R. Ac. Sci.* **155**, 589.

CHAILLOT. 1913 - Recherches sur la morphologie du bourgeon chez les Labiées à stolons souterrains. *C.R. Ac. Sci.* **156**, 1690.

CHAMPAGNAT P. 1961 - Dominance apicale. Tropismes épinastie. *Handb Pflanzenphysiol.* **14**, 240.

CHILD C.M 1921 Certain aspects of the problem of physiological correlations. *Am. J. Bot.* **8**, 286.

CHING I.M. and FANG S.C. 1958 The redistribution of radioactivity in geotropically stimulated plants pretreated with radioactive indole acetic acid. *Physiol. Plant* **11**, 722.

CHOLODNY N 1926 Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss. Bot.* **65**, 447.

CHOUARD P. 1934 La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. *Actualités Scient. et Industr.* **134**

CHOUARD P. 1949 Pourquoi fleurissent les plantes ? Conférence au Palais de la Découverte, Paris.

CHOUARD P. 1950 Expériences de longue durée sur le photopériodisme leçons qui en découlent. *Mém. Soc. Bot. Fr.* **96**, 106.

COSTE H. 1906 – Flore descriptive et illustrée de la France.

CZAPECK Fr. 1898 Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. wiss. Bot.* **32**, 175.

DIJKMAN M.J 1934 – Wuchsstoff und geotropische Krummung bei *Lupinus*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* **31**, 391.

DOLK H.E. 1930 – Geotropie en Groeistoff. Diss. Utrecht.

DOLK H.E. 1936 Geotropism and the Growth Substances. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* **33**, 509.

DOSTAL R. 1909 Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. *Ber. Deut. Bot. Ges.* **27**, 547.

DOSTAL R 1911 Zur experimentellen Morphogenesis bei *Circaea* und einigen anderen Pflanzen. *Flora*, **103**, 1.

DOSTAL R. 1912 – Über die Korrelationsbeziehungen zwischen Spross und Wurzelsystem. *Abh. Böhm. Akad.* **21**.

DOSTAL R. 1943 Über die Gewebespannung in den Auslaufergipfeln von *Circaea intermedia* in der Propfkultur. *Ber. Deut. Bot. Ges.* **61**.

DOSTAL R. 1956 Die Bedeutung korrelativer Wirkungen von Wurzeln und Blättern für die Morphogenese der Pflanzen. *Fiziol. Rastenij*, **3**, H 4, 355.

ELFVING F. 1880 Über einige horizontal wachsende Rhizome. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, **2**, 489.

ERRERA L. 1905 – Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. *Rec. Inst. Bot. L. Errera Bruxelles*, **6**, 125.

FOURNIER P. 1928 – Flore complétive.

FOURNIER P. 1934–40 – Les quatre Flores de France.

FRANCK A.B. 1860 Physiologische Untersuchungen uber die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. *Jhb. wiss. Bot.* **2**, 338.

FRANCK A B. 1868 a Beitrage zur Pflanzenphysiologie. Über die durch die Schwerkraft verursachte Bewegung von Pflanzentheilen. Leipzig.

FRANCK A.B. 1868 b Uber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. *Bot. Ztg.* **26**, 873.

FRANCK A.B. 1870 Die naturliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig.

FRANCK A.B 1873 Zur Frage uber den Transversalgeotropismus und den Heliotropismus. *Bot. Ztg.* **31**, 17.

FUNKE G.L. 1923 Recherches biologiques sur des plantes à tiges rampantes. *C.R. Ac. Sci.* **176**, 604.

GILLOT P. et VIGNERON J. 1932 Variations et migrations de quelques glucides dans les organes souterrains de l *Epilobium hirsutum* au cours de la végétation annuelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **79**, 355.

GOEBEL K. 1880 Beitrage zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot. Ztg.* **38**, 753.

GOEBEL K. 1908 Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.

GOEBEL K. 1924 Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena.

GOEBEL K. 1928 – Organographie der Pflanzen, **3**, 1710.

GRENIER Ch. et GODRON D.-A. 1848-56 – Flore de France.

GUTTENBERG H.v. und MÜLLER H. 1957 Die laterale Anisophyllie von *Coleus hybridus* als Korrelationsphänomen. *Planta*, **49**, 271.

GUTTRIDGE C.G. 1956 Photoperiodic promotion of vegetative growth in the cultivated Strawberry plant. *Nature*, **178**, 50.

HAMNER K.C. and BONNER J. 1938 Photoperiodism in relation to hormones as factor in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* **100**, 388.

HAUSKNECHT K. 1884 Monographie der Gattung *Epilobium* (Jena).

HEGI G. 1906 – Illustrierte Flora von Mitteleuropa.

HERZFELDER H. 1923 Experimente an Sporophyten von *Funaria hygrometrica* II. *Flora* **116**, 476.

IRMISCH Th. 1856 Beitrage zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Labiaten. *Abh. Naturforsch. Gesell. Halle*, **3**

KARSTEN G. 1890 Uber die Mangrovevegetation im Malayischen Archipel. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **8**, 49.

KARSTEN G. 1891 – *idem* – *Biblio. Botanica*, H. **22**

KAUPP V. 1937 Analyse positiv geotropischer Bewegungen oberirdischer Organe. *Jahrb. wiss. Bot.* **85**, 107.

KIRSCHLEGER F. 1836 Prodrome de la Flore d Alsace.

KIRSCHLEGER F. 1852 – Flore d'Alsace et des contrées limitrophes.

KLEBS G. 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.

KNIEP H. 1910 - Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. *Jahrb. wiss. Bot.* **48**, 1.

KNOTT J.E. 1934 - Effect of a localized photoperiod on spinach. *Proc Amer. Soc. Horth. Sci.* **31**, 152.

LAAN Van Der P A 1934 - Der Einfluss von Aethylen auf die Wuchsstoff bildung bei *Avena* und *Vicia*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* **31**, 691.

LIBBERT E. 1954 a - Zur Frage nach der Natur der korrelativen Hemmung. *Flora*, **141**, 271.

LIBBERT E. 1954 b Das Zusammenwirken von Wuchs und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. *Planta*, **44**, 286.

LIBBERT E. 1955 a - - 1d. II. *Planta*, **45**, 68.

LIBBERT E. 1955 b Nachweis und Trennung des Korrelationshemmstoffes und seiner Vorstufe. *Planta*, **45**, 405.

LIBBERT E. 1955 c - Der Einfluss von Blatt und Wurzel auf die Auxin induzierte korrelative Knospenhemmung. *Flora*, **142**, 619.

LIDFORSS B. 1903 Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.* **48**, 343.

LUBIMENKO V. et BOUSLOVA E. 1937 Contribution à la théorie du photopériodisme. II. *C.R. Ac. Sci. URSS.* I, **14**, 149.

LUNDEGARDH H. 1917 - Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. I et II. *Lunds Univ. Arskr.* N.F. Adv. 2, **13** et **14**.

LUNDEGARDH H. 1918 - Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. *ibid* **15**.

MAIGE A. 1900 Recherches biologiques sur les plantes rampantes. *Ann Sci. Nat.* 8e série, *Botanique*, **11**, 249.

MASSART J. 1921 Eléments de Biologie générale et de Botanique. Bruxelles.

MASSART J. 1924 - Coopération et conflit des réflexes qui déterminent la forme du corps chez *Araucaria excelsa* R.Br. *Mém. Acad Roy. de Belgique. Cl. Sci.* Sér. 2, **5**, 8.

MASSART J. 1924 Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrales. *Mém. Acad. Roy. Belg. Cl. Sciences*, Sér. 2, **5**, 11.

MIEHE H. 1902 Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.* **37**, 527.

MIRBEL 1810 - Anatomie et Physiologie des Labiées. *Ann. Mus. Hist Nat* **15**, 213.

MOSHKOV B.S. 1936 - Role of leaves in photoperiodic reactions of plants. *Bull. Appl. Bot. Gen. a. Pl. Bread.* Ser. A, **17**, 25.

MÜNCH E. 1938 Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. *Jahrb. wiss. Bot.* **86**, 581.

NITSCH J.P. 1959 Réactions photopériodiques chez les plantes ligneuses. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **106**, 259.

PFEFFER W. 1902 - Pflanzenphysiologie. Leipzig. Bd. I.

PFEFFER W. 1904 - Pflanzenphysiologie. Leipzig. Bd. II.

PFIRSCH E. 1956 Sur les stolons d *Ajuga reptans* L. cas de stolonie florie et de multistolonie. *Bull. Soc. Bot. Fr* **103**, 233.

PFIRSCH E. 1959 Boutures clonales de tiges rampantes , maintien prolongé du type de croissance. *Bull. Soc. Fr. Physiol. végét.* **5**, 111.

PFIRSCH E. 1960 a - Deux types physiologiques de stolons chez le *Stachys silvatica* L. *C.R. Ac. Sci* **250**, 179.

PFIRSCH E. 1960 b - Transformation physiologique des stolons chez le *Stachys silvatica* L., action de la lumière. *C.R. Ac. Sci.* **251**, 2399.

PFIRSCH E. 1961 Transmission autonome de la forme stolon chez *Stachys silvatica* L. Expériences visant à localiser la propriété. *Bull Soc Fr Physiol végét* **7**, 91.

PFIRSCH E. 1962 Vieillissement des stolons épigés chez *Stachys silvatica* L. Renforcement du pouvoir autonome de croissance horizontale. *C.R. Ac. Sci.* **254**, 724.

RAUNKIAER C. 1934 - The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon Press.

RAWITSCHER F. 1923 Epinastie und Geotropismus. *Ztschr Bot* **15**, 66.

RAWITSCHER F. 1925 Beitrage zur Theorie des Plagiotropismus. *Ztschr Bot* **17**, 212.

RAWITSCHER F. 1930 Bewegungsstudien an *Asparagus plumosus* *Ztschr Bot* **23**, 337.

RAWITSCHER F. 1932 - Der Geotropismus der Pflanzen. Jena.

REISENER H.J. 1957 Versuche zum Geotropismus mit radioaktiver β Indolylessigsäure. *Naturw.* **44**, 120.

REISENER H.J. und SIMON H. 1960 Weitere Geotropismus Versuche mit radioaktiver β Indolylessigsaure (IES 2 C^{14}). *Ztschr Bot* **48**, 66.

RICHTER J. 1894 - Über Reaktionen der Characeen auf äussere Einflusse. *Flora*, **78**, 399.

ROSS H. 1943 - Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken Epilobiumsbastarden und die physiologisch genetische Ursache der reziproken Unterschiede. II. Über das photoperiodische Verhalten von *Epilobium hirsutum*, dem Typus einer Pflanze mit winterlicher Rosettenbildung. *Planta*, **32**, 447.

ROUY G. 1895 - Flore de France.

ROYER Ch. 1881 - Flore de la Côte-d'Or.

RUGE U. 1941 – Über die geotropische Aufkrümmung dekapitierter *Helianthus*-Keimlinge. *Planta* **32**, 176.

SACHS J. 1860 – *Ber. Sächs. Gesellsch.* 1860, 191.

SACHS J. 1873 – Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, I, 385 u. 584.

SACHS J. 1873 – Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. *Flora*, **56**, 321.

SACHS J. 1879 – Über orthotrope und plagiotrope Pflanzen. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, **2**, 226.

SACHS J. 1882 – Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.

SCHMUCKER Th. 1923 – Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen. *Bot. Archiv*, **4**, 201.

SCHWABE W.W. 1950 – Factors controlling Flowering of the *Chrysanthemum* I. The Effects of photoperiod and temporary chilling. *J. Exp. Bot.* I, 329.

SCHWARTZ H. und W. 1928 – Beiträge zur Biologie der plagiotropen Sprosse. *Flora*, **123**, 21.

SCHWARTZ KRAEPELIN H. 1933 – Experimentell morphologische Untersuchungen über die Wachstumspotenzen bei Rhizom- und Zwiebelpflanzen. *Flora*, **27**, 93.

SCHWENDENER S. und KRABBE G. 1892 – Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. *Abh. Akad. Wiss. Berlin Math. Naturw. Kl.* Abh. I, 1.

SIRONVAL C. 1959 – Action de la durée des jours sur la croissance des stolons chez les fraisiers à gros fruits. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belge*, **91**, 245.

SNOW R. 1925 – The correlative inhibition of the growth of Axillary Buds. *Am. J. Bot.* **39**, 841.

SNOW R. 1937 – On the Nature of correlative inhibition. *New Phytol.* **36**, 283.

SNOW R. 1939 – An Hormone of correlative inhibition. *New Phytol.* **39**, 117.

SNOW R. 1945 – Plagiotropism and correlative inhibition. *New Phytol.* **44**, 110.

SNOW R. 1947 – Further experiments on plagiotropism and correlative inhibition. *New Phytol.* **46**, 254 et 258.

STAHL E. 1884 – Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **2**, 383.

TAROUCA E. Graf SILVA 1913 – Unsere Freilandnadelhölzer.

UMRATH K. 1927 – Über die Erregungssubstanz der Mimosoideen. *Planta*, **4**, 12.

UMRATH K. 1959 - Der Erregungsvorgang. *Handb Pflanzenphys* **17/1**, 24.

UMRATH K. 1960 Über die Rolle der Erregungssubstanz beim Geotropismus der Sprosse. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **73**, 380.

VÖCHTING H. 1882 Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.

VÖCHTING H. 1889 Über eine abnorme Rhizombildung. *Bot Zig.* **47**, 501.

VÖCHTING H. 1892 Über Transplantationen am Pflanzenkörper. Tübingen.

VÖCHTING H. 1898 Über den Einfluss niederer Temperaturen auf die Sprossrichtung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **16**, 37.

VÖCHTING H. 1904 Über die Regeneration der *Araucaria excelsa* *Jahrb wiss. Bot.* **40**, 144.

VRIES H. De 1872 Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzentheile. *Arb. Bot. Inst. Würzburg*, **I**, 223.

WAREING P.F. 1953 Growth studies in wood species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus silvatica*. *Physiol. Plant.* **6**, 692.

WARMING 1918 - Underground runners. *Mém. Acad. Danmarck.*

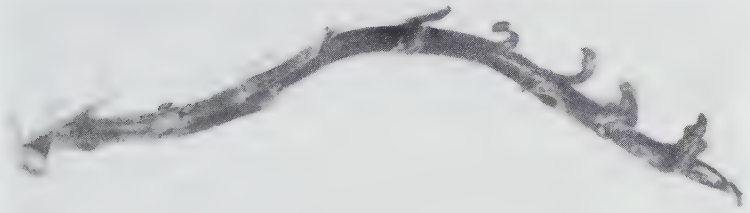
WENT F.W. and THIMANN K.V. 1937 Phytohormones. *Exper Biology Monographs.*

WIESNER J. 1902 Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. *Sitzber. Akad. Wien, Math. Naturw. Kl.* I, **3**, 733.

ZIMMERMANN W. 1924 Untersuchungen über den plagiotropen Wuchs von Ausläufern. *Jahrb. wiss. Bot.* **63**, 390.

ZIMMERMANN W. 1927 Die Georeaktionen der Pflanzen. *Ergeb Biol* **2**, 116.

Epilobium hirsutum L. Stolon souterrain blanc, charnu, à feuilles écailleuses.



Epilobium hirsutum L. Stolon au ras du sol, rouge, assez charnu, à petites feuilles épinastiques.

Epilobium hirsutum L. Stolon clonal, c'est-à-dire stolon au ras du sol bouturé en chambre climatisée et conservé par boutures clonales depuis 1955.

Planche I

Epilobium hirsutum L. Stolon clonal venant de se redresser, formant ainsi une tige orthotrope typique.

Epilobium hirsutum L. Retour au plagiotropisme par le sommet : plantes d'été 1957, issues de stolons clonaux par redressement, et montrant un retour à la tendance horizontale par le sommet en croissance lui-même.

Mentha rotundifolia (L.) Huds. Jeune stolon épigé.

Mentha rotundifolia (L.) Huds. Stolon épigé cultivé pendant deux mois en chambre climatisée : croissance toujours horizontale, rameaux assimilateurs à l'arrière.

Planche II

Mentha aquatica L. Jeune stolon épigé.

Mentha aquatica L. (haut) et *Mentha rotundifolia* (L.) Huds. (bas).
Jeunes stolons redressés 8 jours après le bouturage.

Stachys silvatica L. Stolon hypogé, radicant aux noeuds, feuilles écailleuses.

Stachys silvatica L. Stolon épigé au ras du sol, coloré, grandes feuilles épinastiques.

Stachys silvatica L. Plantule à cotylédons ovoïdes, formant 2 à 3 entre-noeuds dans la première année; jeune plante de deuxième année issue d'un bourgeon cotylédonnaire (bas). En haut à droite : cotylédon. (D'après IRMISCH 1856).

Stachys silvatica L. Plante entière en fleurs, portant à la base un stolon aérien bas déjà allongé, un jeune stolon aérien au ras du sol, et un jeune stolon souterrain.

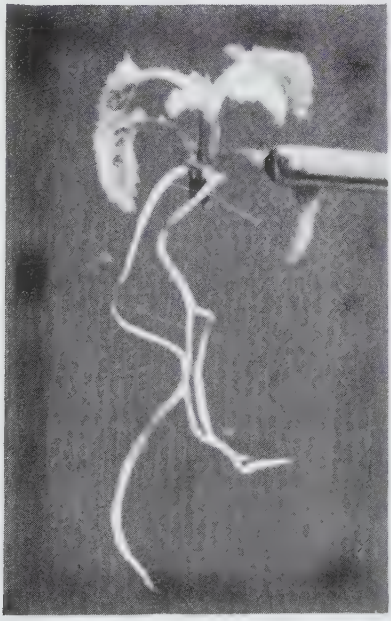
Stachys silvatica L. Comparaison des pointes d'une jeune tige dressée et d'un jeune stolon épigé : réduction des entre-noeuds, développement rapide des feuilles pour le premier, croissance intercalaire importante, développement lent des feuilles, dernière paire de feuilles refermée sur le bourgeon terminal pour le deuxième. Chaque pousse a réalisé 4 noeuds dans un temps à peu près égal.

Stachys silvatica L. Stolon hypogé redressé après bouturage.

Stachys silvatica L. Jeune stolon épigé redressé après bouturage en jour court.

Stachys silvatica L. Stolon épigé cultivé en chambre climatisée depuis 1957 par boutures clonales successives.

Stachys silvatica L. Stolon épigé issu de métamorphose d'hypogé.



Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage du bourgeon terminal isolé, croissance dressée.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage du bourgeon axillaire isolé sur son noeud : croissance dressée.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage du bourgeon terminal avec un noeud porteur de feuilles tout juste épanouies : croissance horizontale.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage de sections de deux noeuds superposés : croissance horizontale, début de croissance.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage de sections de deux noeuds superposés : croissance horizontale importante après 6 semaines.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage d'une section de deux noeuds superposés, section dans l'entre-noeud et greffe : croissance horizontale.

Stachys silvatica L. Localisation de la propriété transmissible : Bouturage d'un bourgeon latéral isolé sur son noeud et apport d'extrait de noeud : croissance horizontale.

TABLE DES MATIERES

Pages

I. INTRODUCTION 7

I. Etudes des causes physiques de la croissance plagiotropique 8

A *La pesanteur* 8
B *La température* 11
C. *Le gaz carbonique* 11
D *La lumière* 12
E *La photopériode* 12

II. Etude du conditionnement biologique du choix entre ortho- et plagio-géotropisme : corrélations 13

III. Cas de transmission autonome 16

2. METHODES EXPERIMENTALES : CONDITIONS DE CULTURE DES PLANTES 19

I. Conditions de culture 19

A. *Plein air ensoleillé au Jardin Botanique* 19
B. *Serres* 19
C. *Chambres climatisées. Conditionnement des pièces* 19

II. Méthodes de bouturage 20

3 AJUGA REPTANS L. 22

I. Cultures hivernales et printanières 22

A. *Expériences réalisées en hiver* 22
B. *Expériences réalisées au printemps* 23

II. Ablations de l'inflorescence 24

III. Plâtrage d'inflorescences 25

IV. Apports auxiniques 26

V. Bouturage de stolons 27

Pages

4. EPILOBIUM HIRSUTUM L. 29

I. Croissance orthotrope des stolons bouturés 30

II. Cas de persistance de croissance horizontale 31

A. *Stolons de 1955* 31
B. *Stolons de 1958* 32
C. *Stolons de 1960* 35

5. MENTHA 36

I. *Mentha rotundifolia* L. 36

A. *Croissance normale de la plante* 36
B. *Croissance des stolons après bouturage* 37

II. *Mentha aquatica* L. 39

A. *Croissance normale de la plante* 39
B. *Croissance des stolons après bouturage* 39
C. *Croissance d'extrémités de stolons après bouturage* 40
D. *Bouturage de stolons de taille variable, mais de même âge* 43
E. *Redressement automnal des stolons* 43

6 STACHYS SILVATICA L. 47

I. Biologie de *Stachys silvatica* 47

A. *Aspect morphologique du développement* 47
B. *Morphologie du stolon hypogé* 48
C. *Morphologie du stolon épigé* 48
D. *Anatomie de Stachys silvatica* (selon BRIQUET) .. 49
E. *Cycle biologique* 49

II. Comportement physiologique des deux types de stolons; propriétés de ces stolons 52

A. *Les stolons hypogés* 52
B. *Les stolons épigés* 57

III. Relations entre les deux types de stolons : métamorphose d'un type dans l'autre 66

A. *Stolons hypogés devenant épigés* 66
B. *Stolons épigés devenant hypogés* 72

Pages

IV. Action de la température sur les stolons épigés et hypogés métamorphosés 73

V. Vieillissement des stolons en culture prolongée .. 74

A. *Perte de la sensibilité au jour court* 74

B *Perte de la sensibilité au jour long pour les stolons issus de métamorphose* 76

C. *Perte graduelle de la sensibilité au froid* 77

VI. Problème du redressement automnal et vernal 80

A. *Stolons en liaison avec la plante mère* 80

B. *Stolons isolés par bouturage* 81

C *Boutures effectuées en automne* 81

D *Cas particulier des stolons vieillis* 82

VII. Localisation de la propriété transmissible 83

A. *Bouturage du bourgeon terminal isolé* 84

B. *Bouturage d un bourgeon latéral isolé* 85

C. *Bouturage du bourgeon terminal avec un noeud porteur de feuilles en épanouissement* 88

D. *Bouturage de sections de deux noeuds superposés* 89

E. *Role de l enracinement du noeud adjuvant* 91

F. *Expériences de greffes* 95

G. *Problème du gradient* 97

H. *Recherche d'un agent chimique de corrélation* 98

VIII Interprétation générale du cas *Stachys* 102

7 RESUME 106

BIBLIOGRAPHIE 111

PLANCHES ILLUSTREES .....

TABLE DES MATIERES 119

D E U X I E M E T H E S E

Propositions données par la Faculté :

Le Contrôle hormonal des Echanges d'Ions à travers la Peau chez les Vertébrés aquatiques.

-.-.-.-.-

Strasbourg, le 28 septembre 1962

Le Président de Thèse,
H.J. Maresquelle

Vu :

Strasbourg, le 28 septembre 1962

Le Doyen,
J.H. Vivien

Vu et permis d'imprimer :

Strasbourg, le 1er octobre 1962

Le Recteur de l'Académie de Strasbourg
Président du Conseil de l'Université

J.F. Angelloz